

**Untersuchungen
zur Stammesgeschichte
der
Pantherkatzen (Pantherinae)**

Teil II

**Studien zur Ethologie des Nebelparders *Neofelis nebulosa*
(Griffith 1821) und des Irbis *Uncia uncia* (Schreber 1775)**

von

Helmut Hemmer

(Mit 4 Tafeln und 68 Abbildungen im Text)

Veröff. Zool. Staatssamml. München

Band 12

S. 155—247

München, 15. Nov. 1968

Inhaltsverzeichnis

	Seite
Einleitung	159
Material und Methode	160
A. Nebelparder	162
I. Bisherige Kenntnis vom Verhalten	162
Verhaltensstudien am Nebelparder in Gefangenschaft:	
II. Verhaltensmerkmale des Nebelparders	165
1. Bewegung	165
2. Beuteerwerb	167
3. Fressen	168
4. Handlungen der Körperpflege	170
5. Ruhestellungen	173
6. Schlafstellungen	173
7. Koten und Harnen	175
8. Flehmen	175
9. Stimme	176
10. Erkundungsverhalten	177
11. Mutter-Kind-Beziehungen / Jungenaufzucht	178
12. Andere Verhaltensweisen / Kampfverhalten	182
III. Gefangenschaftsbedingte Verhaltensweisen	183
1. Verhalten in fremder Umgebung	183
2. Stereotypieläufe	184
IV. Verhaltensentwicklung der Jungen	185
1. Fortbewegung	185
2. Sinnesleistungen	190
3. Verteidigungsverhalten	191
4. Spieltrieb / Entwicklung von Beutefang- und Kampftrieb	192
5. Fressen	198
6. Körperpflege	199
7. Schlafstellungen	199
8. Koten und Harnen	200
9. Lautäußerungen	200
10. Andere Verhaltensweisen	201
11. Beziehungen der Jungen zum Nestplatz	201
12. Vergleich der Jugendentwicklung des Nebelparders mit der anderer Feliden	202
V. Zur Mimik des Nebelparders	208
VI. Morphologischer Anhang: Zur Fellzeichnung junger Nebelparder	212
B. Irbis	212
I. Bisherige Kenntnis vom Verhalten	212
Verhaltensstudien am Irbis in Gefangenschaft:	
II. Verhaltensmerkmale des Irbis	215
1. Bewegung	215
2. Beuteerwerb	217
3. Fressen	218
4. Handlungen der Körperpflege	218
5. Ruhestellungen	219
6. Schlafstellungen	219
7. Koten und Harnen	220
8. Flehmen	220
9. Stimme	222

10. Erkundungsverhalten	223
11. Andere Verhaltensweisen	224
III. Gefangenschaftsbedingte Verhaltensweisen	224
IV. Zur Mimik des Irbis	225
C. Vergleich beider Arten	226
I. Gemeinsame Verhaltensmerkmale	226
II. Trennende Verhaltensmerkmale	226
III. Vergleich des Verhaltens von Nebelparder und Irbis mit dem anderer Feliden	228
D. Paläontologischer Anhang: Das Alter der Spezialisierungen beider Arten . .	237
I. Nebelparder	238
II. Irbis	239
Zusammenfassung	241
Literatur	244

Einleitung

Über Verhaltenseigentümlichkeiten der meist unter dem nicht-systematischen Begriff „Großkatzen“ zusammengefaßten großen Feliden, nämlich Löwe (*Panthera leo*), Tiger (*Panthera tigris*), Leopard (*Panthera pardus*), Jaguar (*Panthera onca*), Irbis (*Uncia uncia*), Puma (*Puma concolor*), Nebelparder (*Neofelis nebulosa*) und Gepard (*Acinonyx jubatus*) liegen in der Literatur mehr oder weniger ausführliche Angaben für die meisten Arten vor (besonders durch Schneider 1932, Antonius 1939, Cooper 1942, Leyhausen 1950, 1956 a und 1956 c). Nur vom Verhalten von Nebelparder und Irbis haben wir nur äußerst wenig Kenntnis, worauf bereits Leyhausen (1956 b) hinweist, obwohl gerade diese beiden Arten eine besondere systematische Stellung besitzen.

Der Irbis gehört in systematischer Sicht zu der Unterfamilie *Pantherinae*, wie es seit Pocock (1917) kaum mehr angezweifelt wird. In dieser Gruppe bildet er den Übergang zu den *Felinae* (Weigel 1961, Hemmer 1966). Die Stellung des Nebelparders war demgegenüber lange Zeit sehr umstritten; Beiträge zu ihrer Klärung lieferten Pocock (1917), Hattenorth (1936/37) und Weigel (1961). Erst vor kurzem konnte der Verfasser zeigen (Hemmer 1964, 1966), daß diese Art den *Felinae* zuzurechnen ist, aber von diesen aus ein Übergangsglied zu den *Pantherinae* darstellt. Die gleiche Ansicht vertritt unabhängig davon neuerdings auch Blonk (1964).

Nebelparder und Irbis erscheinen also in der Hinsicht besonders interessant, daß sie jeweils den Übergang von ihrer Unterfamilie zu der anderen vermitteln und sich, wenn sie auch definitionsgemäß getrennten systematischen Einheiten zugerechnet werden müssen (Diskussion darüber im Teil I dieser Untersuchung zur Stammesgeschichte der Pantherkatzen: Hemmer 1966), verwandtschaftlich doch ziemlich nahe stehen und in phylogenetischer Sicht die Wurzelgruppe der *Pantherinae* als rezente Modelle repräsentieren. Die genaue Kenntnis der Ethologie beider Arten erscheint also von besonderer Bedeutung für die Frage nach Verhaltensänderungen in der phyletischen Übergangsphase *Felinae-Pantherinae*.

Das Ziel des vorliegenden Teils II der Pantherkatzenmonographie des Verfassers ist demnach ein mehrfaches. Zum einen sollen Ethogramme für die beiden Arten Nebelparder und Irbis, soweit es nach Gefangenschaftsbeobachtungen möglich erscheint, aufgestellt werden. Zum anderen aber soll versucht werden, im Vergleich mit anderen Feliden die Änderungen der Verhaltensweisen, die *Felinae* und *Pantherinae* trennen, in der phyletischen Übergangsphase zwischen diesen beiden Unterfamilien zu verfolgen und festzustellen, in welcher Reihenfolge sie auftraten. Mit der Kenntnis der aus der phylogenetischen Stellung beider Arten zu verstehenden Verhaltensweisen sollte es als drittes dann möglich sein, etwaige eigene Spezialisierungen des Nebelparders und des Irbis zu erkennen und von ersteren Verhaltensweisen zu trennen.

Material und Methode

Die Untersuchungen am Nebelparder wurden ausgeführt an 4 adulten Individuen des Zoos Frankfurt/M. (2,2). Hauptsächlich wurden dabei die Exemplare zur Beobachtung herangezogen, die leicht zugänglich waren und ohne Störung für die Tiere studiert werden konnten und die nacheinander einen Käfig mit abschließender Sichtscheibe bewohnten (zuerst ein ♂ ad., dann ein Paar ad., zuletzt dessen ♀ mit Jungen).

Dazu kam das eingehende Studium der Jungenaufzucht und Jugendentwicklung von 1,2 Jungtieren, den ersten Nebelpardern, die in einem zoologischen Garten in natürlicher Weise von der Mutter aufgezogen wurden (1963). Diese Beobachtungen wurden in den ersten Lebenswochen der Jungen etwa alle 2—3 Tage durchgeführt und die Entwicklung in der jeweils dazwischenliegenden Zeit durch Angaben des Pflegers mitkontrolliert.

Ein weiterer Wurf von 2 Jungen im Jahre 1964 (vom gleichen Elternpaar) konnte leider infolge Verhinderung des Verfassers in den ersten Wochen der Aufzucht nur gelegentlich beobachtet werden. Diese relativ wenigen Beobachtungen ließen zu den gleichen Zeiten genau gleichen Entwicklungsstand wie beim ersten Wurf erkennen.

Ein dritter Wurf von wieder 3 Jungen im Jahre 1965 wurde in den ersten Wochen wieder etwas besser kontrolliert; dabei stimmten die Zeiten des Erstauftretens oder der entsprechenden Entwicklungshöhe von Verhaltensweisen ebenfalls mit denen der ersten Beobachtungsreihe überein. Bei der Beschreibung der Jugendentwicklung wird daher nur auf den sehr ausführlich beobachteten ersten Wurf Bezug genommen, wenn nicht eigens anders vermerkt.

Die ursprüngliche Herkunft dieser Nebelparder des Zoos Frankfurt/M. ist nicht völlig sicher.¹⁾ Nach den aber wahrscheinlich stimmenden Angaben, in Übereinstimmung mit Färbung und Musterung der Tiere (Weigel 1961) gehören sie zu den Festlandunterarten *Neofelis nebulosa macrosceioides* (Hodgson 1853) und *Neofelis nebulosa nebulosa* (Griffith 1821).

Gelegentlich eines Besuches des Zoos Basel wurde auch dessen Nebelparder kurz beobachtet. Im Hinblick auf die Jugendentwicklung des Nebelparders wurden einige vergleichende Beobachtungen an der Hauskatze (*Felis catus*) gemacht. Es wurde dabei, zur Bestätigung von Literaturangaben, in großen Zügen die Aufzucht eines Zweierwurfes von Geburt an und die Entwicklung von drei isolierten Jungkatzen zwischen der 5. und 8. Lebenswoche beobachtet. Gelegentliche Beobachtungen der Jugendentwicklung verschiedener Pantherkatzen ergaben nicht genug vergleichbares Material.

Die Untersuchung des Irbis-Verhaltens wurde an den Individuen von Burgers Dierenparken Arnhem (1,1), des Artis-Zoos Amsterdam (1,1), des

¹⁾ Nach der nach Drucklegung des Manuskriptes erschienenen Arbeit von K. Feller: Erste natürliche Aufzucht von Nebelpardern (*Neofelis nebulosa*) in einem Zoo. (D. Zool. Garten, [N.F.] 35: 105—137, 1968) handelt es sich um Tiere aus Vietnam und Nordostindien (?).

Blijdorp-Zoos Rotterdam (1,1) und des Tierparks Krefeld (0,1) vorgenommen. Dazu kamen Gelegenheitsbeobachtungen an einem Irbis des Parc Zoologique du Bois de Vincennes, Paris.

Leider waren Beobachtungen der Jugendentwicklung des Irbis nicht möglich, da in erreichbarer Entfernung in den letzten Jahren keine Nachzucht gelungen ist.²⁾

Zum besseren Verständnis des Verhaltens beider Arten wurden daneben zahlreiche Beobachtungen besonders an Vertretern des Genus *Panthera*, aber auch an mehreren anderen Felidenarten durchgeführt (*Panthera leo*, *Panthera tigris*, *Panthera pardus*, *Panthera onca*, *Puma concolor*, *Profelis temmincki*, *Prionailurus viverrinus*, *Felis catus*, *Leptailurus serval*, *Leopardus pardalis*, *Lynx lynx*, *Caracal caracal*, *Acinonyx jubatus*).

Zur Frage der Gültigkeit von Verhaltensstudien an Zootieren in Bezug auf das Normalverhalten der Art, wie sie hier allein ausgeführt wurden, sei auf Walther (1963) verwiesen. Er stellt u. a. fest, daß das Verhalten von Zootieren viel eingehender und genauer studiert werden kann als in freier Wildbahn. „Beim Studium instinktgebundener Verhaltensweisen an Zootieren ist man — einigermaßen vertretbare Haltungsbedingungen und genügende Vergleichsmöglichkeiten an gleichartigen oder nahverwandten Tieren vorausgesetzt — einer Rechtfertigung seiner Befunde enthoben, da einfach sämtliche Wahrscheinlichkeiten dafür sprechen, daß sich ein Tier hier seiner Art gemäß und also auch nicht anders als in freier Wildbahn verhält.“

Die für die Fragestellung wichtigen Beobachtungen der Verhaltensweisen beider Arten wurden unmittelbar protokollarisch festgehalten und mit etwa 300 Photoaufnahmen, meist in Schwarz-Weiß, belegt (die Vergleichsaufnahmen an anderen Arten nicht eingerechnet). Dazu wurde die Kleinbildkamera Edixa-Mat mit den Objektiven Xenar 1:2,8/50 und Tele-Ennalyt 1:4,5/240 benutzt.

Im Gesamten kam folgende Individuenzahl beider Arten zur ausführlichen oder gelegentlichen Beobachtung:

	adult	juvenil	Gesamt
Nebelparder	5	8	13
Irbis	8	-	8

Die Beobachtungszeiten beliefen sich meist auf 2—3 Stunden, oft aber auch auf 8—9 Stunden im Zusammenhang. Im ersten Fall wurden sie normalerweise nur dann abgebrochen, wenn die beobachteten Individuen schliefen; es wurde dann teilweise im Abstand von $\frac{1}{2}$ bis 1 Stunde wieder kontrolliert. Die protokollierte Beobachtungszeit von Nebelparder und Irbis beläuft sich (abgesehen von Gelegenheitsbeobachtungen) auf 240 Stunden;

²⁾ Die im Tierpark Krefeld 1966 gelungene Zucht (nach Abschluß des Manuskriptes) wurde dem Verfasser leider erst nachträglich bekannt: B. Encke: Die Zucht von Schneeleoparden (*Uncia uncia*) im Krefelder Tierpark. Freunde der Kölner Zoos, 9: 145—146, 1966/67.

dazu kommen knapp über 200 Stunden protokollierter Vergleichsbeobachtungen an anderen Feliden. Die Beobachtungen wurden ausgeführt in den Jahren 1962 bis 1965, mit einer Unterbrechung von einigen Monaten im Jahr 1964.

Untersuchungen am Nebelparder wurden in meist 4wöchigem Abstand (ausgenommen bei der Jungenaufzucht) über alle Jahreszeiten hin vorgenommen, während Irbisse nur im Herbst, aber unter verschiedenen Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen zur ausführlichen Beobachtung kamen.

Die Beobachtungen wurden meist von den Besucherwegen her ausgeführt, um den Tieren keine ungewohnten Störungsreize zu geben. Direkt an das Käfiggitter trat ich nur in wenigen Fällen, besonders bei Kontaktaufnahmen mit Irbissen zur Prüfung von Lautäußerungen sowie beim Photographieren der Irbisse.

Für die Erlaubnis, diese Beobachtungen in ihren zoologischen Gärten durchführen zu können und die in diesem Zusammenhang erhaltene Unterstützung sei an dieser Stelle den Direktoren und Mitarbeitern dieser Gärten mein bester Dank ausgesprochen, besonders Herrn Dr. Jacobi, Frh. Dr. Pelt, Herrn de Vlieger (Amsterdam), Herrn Dr. van Hooff (Arnhem), Herrn Prof. Dr. Grzimek, Herrn Dr. Faust (Frankfurt/M.), Herrn Dr. Encke (Krefeld), Herrn Dr. van Bommel und Herrn van Doorn (Rotterdam).

Mein Dank gilt daneben auch den zuständigen Tierpflegern, die mir in verständnisvoller Weise mit verschiedenen Angaben ihrer Beobachtungen wertvolle Hinweise lieferten. Herrn Dr. Leyhausen (Wuppertal) sei Dank für verschiedene Anregungen und Diskussion gesagt.

A. NEBELPARDER

I. Bisherige Kenntnis vom Verhalten

Die Kenntnis vom Verhalten des Nebelparders, die bisher in der Literatur niedergelegt ist, kann nur als äußerst minimal bezeichnet werden³⁾. Nur wenig mehr wurde später noch zusammengetragen, als schon Brehm (Bearbeitung von 1915) in seinem „Tierleben“ zu berichten weiß. Danach soll der Nebelparder den größten Teil seines Lebens auf Bäumen verbringen und auch dort jagen und schlafen. Die sumatraise Form wird als sehr harmlos betrachtet, die sich bloß von kleinen Säugetieren und Vögeln näh-

³⁾ Auf die Studie von Fellner (1968), die erst lange nach Drucklegung dieser Arbeit erschien, wird an den betreffenden Stellen mit Fußnoten eingegangen. Die Ergebnisse der ebenfalls erst nach Abschluß des Manuskriptes erschienenen ersten Publikation dieses Autors (Fellner, K.: Natural Rearing of Clouded Leopards — *Neofelis nebulosa* — at Frankfurt Zoo. Intern. Zoo Yearbook 5: 111—113, 1965) sind in jener Arbeit mit enthalten und infolge sehr ungenauer bzw. falscher Zeitangaben auch vergleichend kaum zu verwenden.

re. In den Himalayagebieten soll der Nebelparder jedoch auch Schafe, Ziegen, Schweine und Hunde rauben.

Aus jener Gegend berichtet Brownlow (1927) vom Angriff eines Nebelparders auf einen jungen Holzfäller. Dieser Vorfall ist äußerst bemerkenswert im Hinblick auf die Art des Angriffes. „It (= der Nebelparder) crouched and approached him (= dem Jungen) cautiously, pushing bundles of branches and leaves in front of it.“ Daraufhin erfolgte der Ansprung, bei dem das Tier erschlagen wurde, da seine Annäherung vorher bemerkt worden war. Brownlow hörte bei Nachfragen bei der Bevölkerung, „that this is generally believed to be the usual method this animal adopts when approaching its prey“.

Delsman (1951) schildert die Lebensweise des Nebelparders der Sundainseln als arborikol, gibt aber keine weiteren besonderen Einzelheiten an. Haltenorth (1937) vermutet auf Grund der Betrachtung des Gebisses, daß der Nebelparder bei seiner Jagd auf Bäumen die überlangen Eckzähne zum Festhalten und glatten Durchschlagen des dicken Gefieders der Beutevögel brauche und diese im Gegensatz zu den anderen Katzen nicht mit den Pranken schlage, sondern mit dem Gebiß allein fasse.

Leyhausen (1956 a) lehnt diese Deutung ab, da er glaubt, keine Katze klettere geschickt genug, um im Geäst von Urwaldbäumen Vögel zu jagen. In einer späteren Arbeit revidiert er diese Ansicht jedoch, nachdem er diese Möglichkeit für Baumozelots (*Leopardus wiedi*) kennenlernte (Leyhausen 1963); gegenüber den Fähigkeiten des Nebelparders in dieser Hinsicht nimmt er nun eine Abwarteposition ein.

Einige nähere Angaben zu speziellen Verhaltensweisen des Nebelparders im Freileben gibt Cahalane (1943): „In Borneo they are said to build large nests of sticks. Whether these treetop retreats are sleeping quarters or hunting blinds is unknown.“ „In a Borneo jungle one of these cats was once seen to rush out of its nest, grab an unwary macaque monkey, and ran back to its lair with the screaming victim.“ Für die Jagdmethode des Nebelparders sagt er: „He has a habit of lying flat along a horizontal limb of a branch with his short legs dangling on either side. Although largely arboreal he may be hanging over a forest trail to pounce on ground-dwelling animals passing beneath.“

Weitere etwas detailliertere Angaben aus der weit zerstreuten Literatur faßt neuerdings Denis (1964) zusammen, die hier im Original zitiert seien:

„D. D. Davis says it will follow buffaloes with calves. E. M. Selous and E. Banks, who kept a young male for some time in Sarawak, give a rather different account of its habits, believed it to be more diurnal and terrestrial and an inhabitant of secondary woodland. Their pet was often active by day and was poor at balancing on branches. Also, when hunting wild pigs with dogs, they twice brought to bay a wild clouded leopard on the ground. They say it is not a serious predator on livestock and that wild pig is its favorite prey; it will return to a kill repeatedly.

They are easily tamed if taken young. Banks and Selous consi-

der them rather sluggish and less aggressive than the marbled cat. But their young male would not take dead meat and was fed on monkeys, chickens, and rats, attacking with a sudden rush and a quick blow from either of the very broad rounded forepaws to knock them over or paralyze them. A single bite usually killed them. It ate two chickens a day, plucking them laboriously; a pigtailed monkey was tackled from the hind end, the fur being first removed by rasping with the tongue.

Selous and Banks speak of an upright walk, a „slinking gait“, a doglike trot, and a gallop. They describe the call as a „moaning roar“, like wind over the mouth of an empty jar, a frightening sound at night when it is probably uttered from a chosen spot, one of the „tiger hills“ that are well known in Borneo. The tame male also gave a peculiar chuckle when pleased or excited and a growl when annoyed.

On the other hand there are accounts of clouded leopards attacking men in Borneo. A pair dragged a male proboscis monkey from a low tree and killed it. The female then turned to attack a party of men who had been watching. They retired to their boat and shot her; but when they landed again to pick up the body the male went for them; and D. D. Davis records another attack by a female on a Malay. A Darjeeling male was picked up dead after an all-night fight with another cat or leopard.“

Faßt man die bisherigen Verhaltensbeobachtungen über den Nebelparder zusammen, so ergibt sich:

1. Biotop ist der Urwald, wo er bevorzugt auf Bäumen, aber auch auf dem Boden lebt.
2. Die Bewegungsweisen auf dem Boden wurden kurz beschrieben.
3. Jagd wurde sowohl auf Bäumen wie auf dem Boden beobachtet.
4. Zur Jagdmethode sind nur Einzelbeobachtungen beschrieben: Anpirschen auf dem Boden; Angriff im raschen Ansturm mit einem Hieb der Vorderpranke und Zubiß; Lauern auf einem Ast über einem Wildwechsel.
5. Das Beutespektrum des Nebelparders umfaßt Kleinsäuger, Vögel, Affen und junge Großsäuger.
6. Kücken werden vor dem Fressen gerupft; ein Affe wurde vom Hinterende her angefressen.
7. In Bäumen baut der Nebelparder aus Zweigen Nester.
8. Drei Komponenten des Stimmverhaltens wurden beobachtet: ein klagender Ruf, ein eigenartiges Kichern („chuckle“) und ein Grollen.
9. Über Freßstellung, Zerreißhandlung, Abschütteln, Schwanzhaltung und Fellpflegeintensität liegen nur kurze Angaben des Verfassers vor (Hemmer 1964).

VERHALTENSSTUDIEN AM NEBELPARDER IN GEFANGENSCHAFT:

II. Verhaltensmerkmale des Nebelparders

1. Bewegung

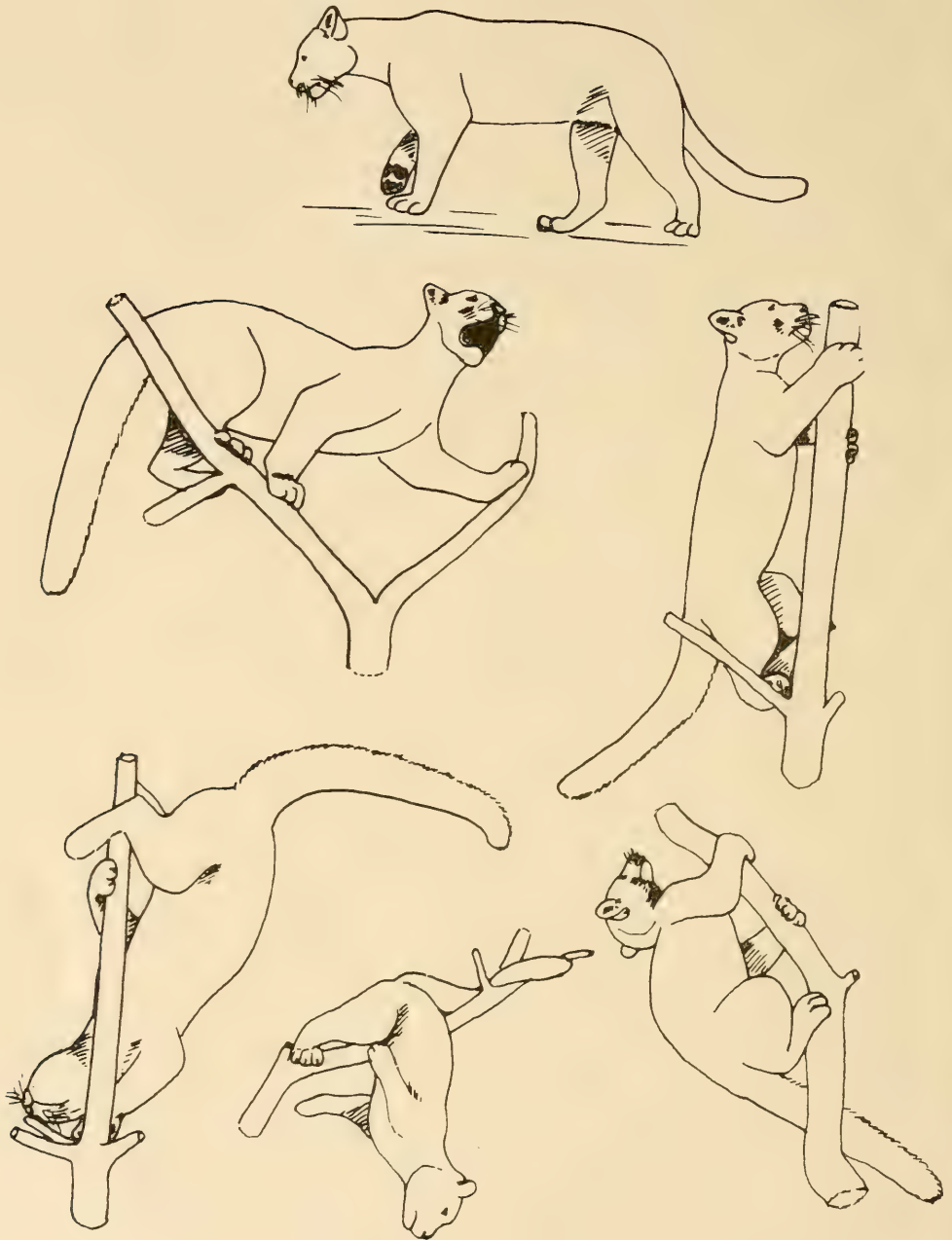
Unter den Bewegungsweisen des Nebelparders ist es vor allem das Klettern, das wegen seiner hohen Spezialisierung gegenüber anderen Feliden auffällt. Im Gegensatz zu den meisten Katzen, die beim Abwärtsklettern an einem senkrechten Stamm mit dem Hinterkörper voran herabrutschen, klettert der Nebelparder (an den Jungtieren zu beobachten) mit dem Kopf voran auch an senkrechten Stämmen hinunter (Abb. 4, 34, 35). Dabei kann er sich mit den Hinterpfoten noch in Astverzweigungen festhalten (Abb. 34), wobei diese in einer sonst nur im Genus *Leopardus* unter den Katzen erreichten (Leyhausen 1963) Beweglichkeit noch um den entsprechenden Ast etwas herumgebogen werden können. Auch beim Absprung von einem Ast wird bis zum letzten Moment durch die um den Ast herumgreifenden Hinterfüße der Halt bewahrt (Tafel I, Fig. 1).

An waagrechten Ästen oder auch an einer Gitterkäfigdecke kann der Nebelparder wie ein Faultier nach unten hängend klettern (Abb. 6)⁴⁾ und sogar aus dem Rückenhang heraus und wieder in diese Lage kurze Sprünge nach vorn ausführen, sowie sich aus dem Rückenhang ohne weiteres wieder in Normallage auf den Ast zurückbewegen. Bei der Balance auf dünnen Ästen wird der lange Schwanz offensichtlich als Steuer benutzt.

Der Nebelparder kann auch den Vorderkörper mit den Vorderbeinen frei von einem Ast nach unten hängen lassen und sich dabei nur mit den Hinterfüßen festhalten. Dabei kann sogar der Schwanz in Art eines Greifschwanzes mit zur Unterstützung lose um den Ast gelegt werden (Abb. 5).

Ein direkter Vergleich der Kletterfähigkeit zu Leyhausens (1963) Baumozelot (*Leopardus wiedi*) am lebenden Tier war leider nicht möglich; Leyhausens Abbildungen zeigen aber für diese Art kaum mehr, als der Nebelparder auch kann, wenn auch auf Grund unterschiedlicher Haltungsbedingungen der beobachteten Tiere beider Arten hier nicht direkte Parallelphotos gegeben werden können. Jedenfalls aber ist die Kletterfähigkeit des Nebelparders höher einzuschätzen als die von Ozelot (*Leopardus pardalis*) und Ozelotkatze (*Leopardus tigrinus*), für die Leyhausen (1963) angibt, sie seien nicht wie der Baumozelot in der Lage, langsam kopfabwärts zu klettern oder an den Hinterfüßen allein zu hängen, was der Nebelparder aber sehr wohl beherrscht. Es ist daher für den Nebelparder eine ähnliche anatomische Fußkonstruktion wie für den Baumozelot anzunehmen, die den Tieren Supinationsstellung der Hinterfüße erlaubt (Leyhausen 1963).

⁴⁾ Auch Fellner erwähnt eine Beobachtung dieser Kletterweise.



Bewegung des Nebelparders:

Abb. 1: Normaler Gang auf dem Boden.

Abb. 2: (Mitte links): Normale Bewegung im Baum.

Abb. 3: (Mitte rechts): Aufwärtsklettern am senkrechten Stamm.

Abb. 4: (unten links): Kopfabwärtsklettern am dünnen senkrechten Stamm.

Abb. 5: (unten (Mitte)): Freier Hang am Ast; Festhalten nur mit den Hinterpfoten, zusätzliche leichte Verankerung mit dem Schwanz.

Abb. 6: (unten rechts): Klettern in Rückenhang.

Daneben ist der Nebelparder auch ein recht gewandter Springer. Fast aus dem Stand heraus kann er ohne ersichtliche Anstrengung über 1,20 m hoch springen. Kleinere Höhen, wie sie z. B. bei den Kletterbäumen der Gehege immer vorliegen, werden von ausgewachsenen Tieren daher mit großen Sprüngen erklettert. Der Absprung nach unten geschieht infolge des beschriebenen Festhaltens mit den Hinterfüßen oft fast senkrecht nach unten (Tafel I, Fig. 1), kann aber auch in die Weite hinausgehen (Abb. 40). So wird auch von den Jungen beim Beutefangspiel die Mutter als Beuteobjekt von oben her direkt angesprungen. Auch Rückwärtsdrehsprünge beherrscht der Nebelparder ohne weiteres. Bei allen Sprüngen scheint der Schwanz als Steuer eine große Rolle zu spielen.

Die geschmeidige Bewegung auf dem Boden entspricht der anderer Feliden. Bei Flucht, Verfolgung oder Angriff wird wie bei diesen flach galoppiert.

2. Beuteerwerb

Über die Art des Beuteerwerbes, besonders des Angriffes auf ein Beutetier, sind mir nur Aussagen von den spielerischen Beutefanghandlungen der Jungtiere her möglich.⁵⁾ Diese greifen nicht nur, wie andere Feliden, und wie für den Nebelparder auch von Banks & Selous (zit. nach Denis 1964 / vgl. oben) beschrieben, im flachen Ansturm vom Boden heran, sondern können aus der Überhöhung heraus direkt auf das Opfer springen, ohne vorher, wie es nach Leyhausens (1956 a) Auffassung alle anderen Katzen in dieser Lage tun, noch einmal nach dem Absprung kurz vor der Beute mit den Beinen festen Stand zu fassen. Über die Art des Zugriffes, der dann wie bei den anderen Arten auch erfolgt, vgl. unten bei der Beschreibung der Jugendentwicklung.

Dabei ist natürlich zu beachten, daß sich das Spiel der Jungen und der Ernstfall möglicherweise unterscheiden können, da in ersterem aus einer Kette von Instinkthandlungen einzelne Glieder herausgelöst und mit Gliedern anderer Handlungsfolgen zusammengestellt werden können (Leyhausen 1956 a). Andererseits betont aber auch Meyer-Holzappel (1956), daß viele Phasen des Spiels der Säugetiere mit solchen des Ernstverhaltens völlig übereinstimmen, da dieses „seinen Bewegungsschatz aus dem Inventar instinktiver Handlungen einer Tierart“ (und der hier nicht zur Debatte stehenden erworbenen Handlungen eines Individuums) bezieht.

Auch aus der Parallele mit anderen Feliden geringerer Kletterfähigkeit als der Nebelparder, die dennoch ebenfalls direkt vom Baum herab ihr Opfer anspringen können (Vasiliu & Decel 1964 für den Luchs), darf wohl das regelmäßige Anspringen von oben in Spielsituationen, die den

⁵⁾ Fellner hatte im Gegensatz zum Verfasser Gelegenheit bekommen, Versuche zum Fangen und Töten lebender Beute zu beobachten. Danach wurden Hühner und Kaninchen sofort mit dem Gebiß gefaßt und getötet. Dies geschieht gewöhnlich mit Kopf- oder Genickbiß.

Ablauf der Beutefanghandlung ohne Kombination mit anderen Verhaltens-elementen von Anfang bis Ende zeigen, als deutlicher Hinweis für gleiches Verhalten im tatsächlichen Beutefang gesehen werden. Bei Katzen, die nicht ein derartiges Beutefangverhalten zeigen, wie die Hauskatze, kann man umgekehrt das kurz vor dem Beutetier auf den Boden Springen nach *Leyhausen* (1956 a) „beim Beutespiel junger Katzen ausnahmslos beobachten“.

Die außerordentlich hoch entwickelte Kletterfähigkeit des Nebelparders läßt Vogeljagd auf Zweigen, wie es *Haltenorth* (1937) vermutet, für durchaus wahrscheinlich erscheinen.

Ein Beitrag zur Deutung des von *Brownlow* (vgl. oben) beschriebenen eigenartigen Verhaltens beim Angriff eines Nebelparders auf einen Menschen, das dem Normalverhalten (?) entsprechen soll, kann aus diesen Beobachtungen nicht geliefert werden. Man möchte nach der Beschreibung dieses Vorfalles das Ganze jedoch als Übersprungverhalten ansehen, aus der Erregung und Konfliktsituation beim Angriff auf eine für das Tier normal zu große und gefährliche Beute. Gleiches beschreibt *Eibl-Eibesfeldt* (1953) von einer Wanderratte, die in einer Kampfpause im Übersprung Streu mit den Vorderbeinen und der Schnauze vor sich her schiebt.

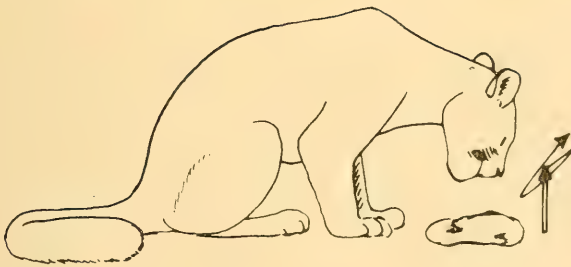
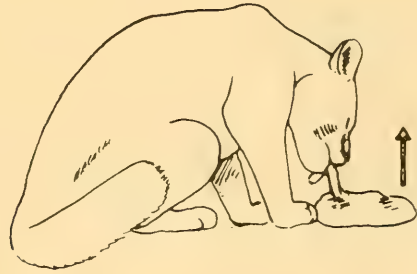
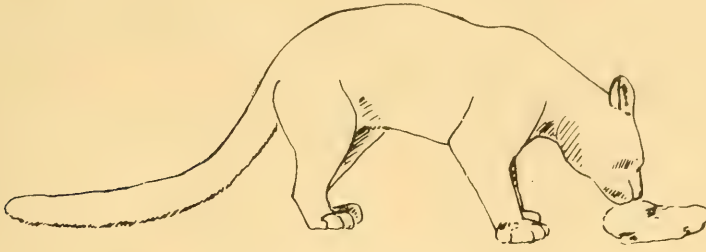
Daß der Nebelparder spielerisch viel mit Zweigen umgehen kann, zeigen Beobachtungen sowohl an den Jungen, die viel allein mit teilweise von ihnen selbst abgerissenen Zweigen spielen, als auch an ihrem Muttertier, das vor Geburt der Jungen, aber auch noch in den ersten Wochen der Aufzucht, hauptsächlich nächtlich stets einen beträchtlichen Teil der an seinem Kletterbaum festgemachten Kiefernzweige abriß und über das ganze Gehege zerstreute. Die Zweige wurden dabei, soweit beobachtet werden konnte, meist mit den Vorderpfoten gefaßt, heran- oder heruntergezogen und mit den Zähnen abgebissen.

Ein Verschieben von Zweigen im Übersprung liegt demnach durchaus im Bereich des dem Nebelparder Möglichen und Vertrauten, zumal er ja nach *Cahallane* sogar Nester aus Zweigen bauen soll. Möglicherweise ist auch das unaufhörliche Zweigeabreißen der Nebelparderin vor der Geburt ihrer Jungen auf einen solchen Trieb zum Nestbau zurückzuführen.

3. Fressen

Das Anschneiden eines ganzen größeren Tieres geschieht beim Nebelparder wie bei den anderen großen Katzen durch Eröffnen der Bauchhöhle⁶⁾. Hühner und andere Vögel werden vor dem Fressen gerupft, wobei die Federn, die im Maul hängen bleiben, durch kurzes Hochrucken des Kopfes und wenige Male energisches seitliches Abschütteln weggeschleudert wer-

⁶⁾ Nach *Fellner* fressen die jungen Nebelparder kleine Beutetiere (Küken) vom Kopf aus an, etwas größere (Tauben und halbwüchsige Hühner) vom Kopf her ausgehend an Hals, Brust oder Bauch, während sie große Beute (ausgewachsene Hühner) von Brust, Rücken oder Bauch her aufreißen oder anfressen.



Fressen:

Abb. 7: Beraspeln des Fleisches im Stehen.

Abb. 8: Normales Fressen in Hockstellung mit seitlichem Kauen.

Abb. 9: Zerreihandlung; Fassen eines zhen Fetzens und Abreien durch Hochrucken des Kopfes (in Pfeilrichtung).

Abb. 10: Abschleudern im Maul hngend gebliebener Reste durch Hochrucken und wenige Male energischem Seitschtteln des Kopfes (in Pfeilrichtung).

den, in gleicher Weise, wie es nach Leyhausen (1956 a) die Südamerikakatzen der Genera *Leopardus* und *Puma* ausführen, desgleichen auch die Pantherkatzen (Abb. 10). Nicht nach jedem Ausrufen wird abgeschleudert, sondern meist zieht das Tier mehrere Male hintereinander Federn aus, ehe die Abschleuderbewegung erfolgt.

Futterfleischbrocken werden zunächst meist beleckt und mit der Zunge beraspelt (Abb. 7), ehe mit den Reißzähnen (Brechschere) Stücke seitlich weggekaut werden. Zu Beginn des Fressens steht der Nebelparder dabei oft lange (Abb. 7), dann läßt er sich in felinen-typischer Hockstellung (Abb. 8) nieder, um so den Hauptteil zu verzehren. Ungestört legt er oft Pausen ein, in denen er Nase und Lippen beleckt, die Vorderpranken reinigt und oft auch eine kurze angedeutete „Gesichtswäsche“ durchführt (vgl. dazu Fellpflege).

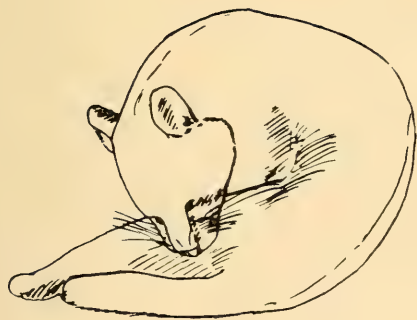
Anschließend kann der erneute Freßbeginn wieder zuerst im Stehen, mit Abraspeln des Fleisches, vonstatten gehen, ehe wieder die Hockstellung eingenommen wird. Eine Liegestellung des Nebelparders beim Fressen war in der Art, wie sie bei den *Pantherinae* vorkommt, nie zu beobachten, höchstens ein angedeutetes Liegen, wie es der Puma oft zeigt. Bei diesem anderen Liegen, das eigentlich nur eine Variante der Hockstellung ist, sind die Vorderbeine wie in der Hockstellung im Ellbogen stark abgewinkelt, und dieser kommt weit hinter die Schulter zu liegen (in der Projektion), nicht fast gerade unter sie wie bei der Liegestellung des Genus *Panthera*⁷⁾.

Bieten Fleischfetzen größeren Widerstand, so werden sie mit den Vorderzähnen gefaßt und durch Hochrucken des Kopfes abgerissen („Zerreißhandlung“, Leyhausen 1956 a) (Abb. 9), wobei das Fleischstück eventuell auch einmal zwischen den Pfoten festgehalten wird. Normalerweise halten die Pfoten das Fleisch jedoch nicht, wie es Leyhausen (1956 a) als allgemein felidentypisch feststellte. Nach Ende des Fressens schließt meist wieder Fellpflege an.

4. Handlungen der Körperpflege

Putzhandlungen sind oft in Freßpausen und nach dem Fressen zu beobachten sowie nach dem Aufwachen aus dem Schlaf, kommen jedoch auch zu anderer Zeit sowohl — meistens — unabhängig von anderen Handlungen wie auch im Übersprung aus einer Erregung heraus vor. Während und nach dem Fressen werden vor allem die Lippen beleckt, aber auch die Nase (nach Leyhausen 1956 b müssen diese beiden Leckbewegungen getrennt betrachtet werden). In Zwischenpausen, stärker aber nach Beendigung der Mahlzeit, schließt sorgfältiges Belecken der Vorderpfoten im Sitzen und Liegen an, manchmal auch ausgiebige Fellpflege.

⁷⁾ Diese nicht-*panthera*-artige Liegestellung meint offensichtlich auch Fellner, wenn er angibt, er habe Nebelparder ebenso oft im Liegen wie im Hocken beim Fressen beobachtet.



Fellpflege:

Abb. 11: Gesichtswäsche mit Streichen einer beleckten Pfote über den Nasenrücken.

Abb. 12: Belecken einer Hinterpfote.

Abb. 13: Belecken einer Vorderpfote, übergreifend vom Belecken der Analregion her; Hinterbein zu diesem Zweck über den Kopf angehoben; Penis zum Belecken teilerigiert.

Abb. 14: (links unten): Belecken des Oberschenkels unter starker Körperverdrehung.

Diese wird sonst unabhängig vom Fressen durchgeführt. Dabei erfolgen als erste Handlungen Belecken der Vorderpfoten und -beine und „Waschen“ des Gesichtes, dies aber mit etwas geringerer Intensität als bei den *Felinae* sensu stricto. Mit der benäßten Pfote wird dabei meistens nur gerade über den Nasenrücken gewischt (Abb. 11), selten weiter über das Gesicht. Ein Hinausgreifen über die Ohren mit beiden Pfoten, wie es die anderen Kleinkatzen tun, kommt in typischer Form nicht vor; höchstens, daß einmal mit einer Pfote gerade etwas über das Ohr hinweggefahren wird, aber selten. Anschließend erfolgt Belecken des Rückens, soweit erreichbar, der Flanken, der Oberschenkel und dann der gesamten Hinterbeine bis zu den Pfoten. Dies geschieht etwas gründlicher als normalerweise bei den Pantherkatzen.

Zum Belecken des Felles kann noch ein Beknabbern kommen; diese Stellen werden dann anschließend beleckt. Außerdem gehört Kratzen mit einer Hinterpfote am Hals zum Katalog der Verhaltensweisen bei der Fellpflege. Auch kurzes Schütteln von Kopf und Hals ist zu beobachten. Benäßte Pfoten schüttelt der Nebelparder wie die Hauskatze kurz und heftig ab.

Die häufigste Stellung beim Belecken der Vorderpfoten ist Sitzen oder Liegen, seltener Stehen. Zum Belecken des Rückens und der Flanken steht das Tier nur ausnahmsweise, meist nimmt es eine halb liegende Stellung ein (Teil-Seitlage), in der Kopf und Hals bzw. dann auch der ganze Körper besser gedreht werden können, um alle Stellen zu erreichen. Gleiches gilt für das Belecken der Hinterbeine (Abb. 14). Die Innenseite der Hinterschenkel und die Analregion werden durch Hochstrecken eines Hinterbeines über den Kopf bei gleichzeitiger starker Körperverschraubung erreicht (Abb. 13).

Die Verteilung der Fellpflegehandlungen auf die einzelnen Körperregionen ist die folgende (Abb. 15):

1. Beknabbern und Belecken: Vorderbeine innen und außen, mit den Oberarmen und einem Teil der Brust, Flanken und Rücken von den Schultern ab nach hinten bis zu den Oberschenkeln, vorderer Teil der Oberschenkel, Hinterbeine innen und außen, Analregion.
2. Waschen mit benäßten (beleckten) Pfoten: Gesicht, und zwar hauptsächlich der Nasenrücken, weniger die Stirn, ganz selten bis zu oder etwas über die Ohren.
3. Kratzen mit der Hinterpfote: Hals, einschließlich hinterer Kopfseite.
4. Schütteln: Kopf und Hals, Pfoten.

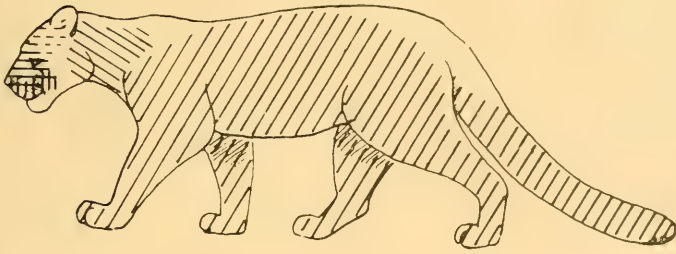


Abb. 15: Schema zur Erreichung verschiedener Körperregionen durch die einzelnen Fellpflegehandlungen.

- Belecken und Beknabbern
- nur Belecken
- Gesichtswäsche mit beleckten Vorderpfoten
- Kratzen mit Hinterpfote

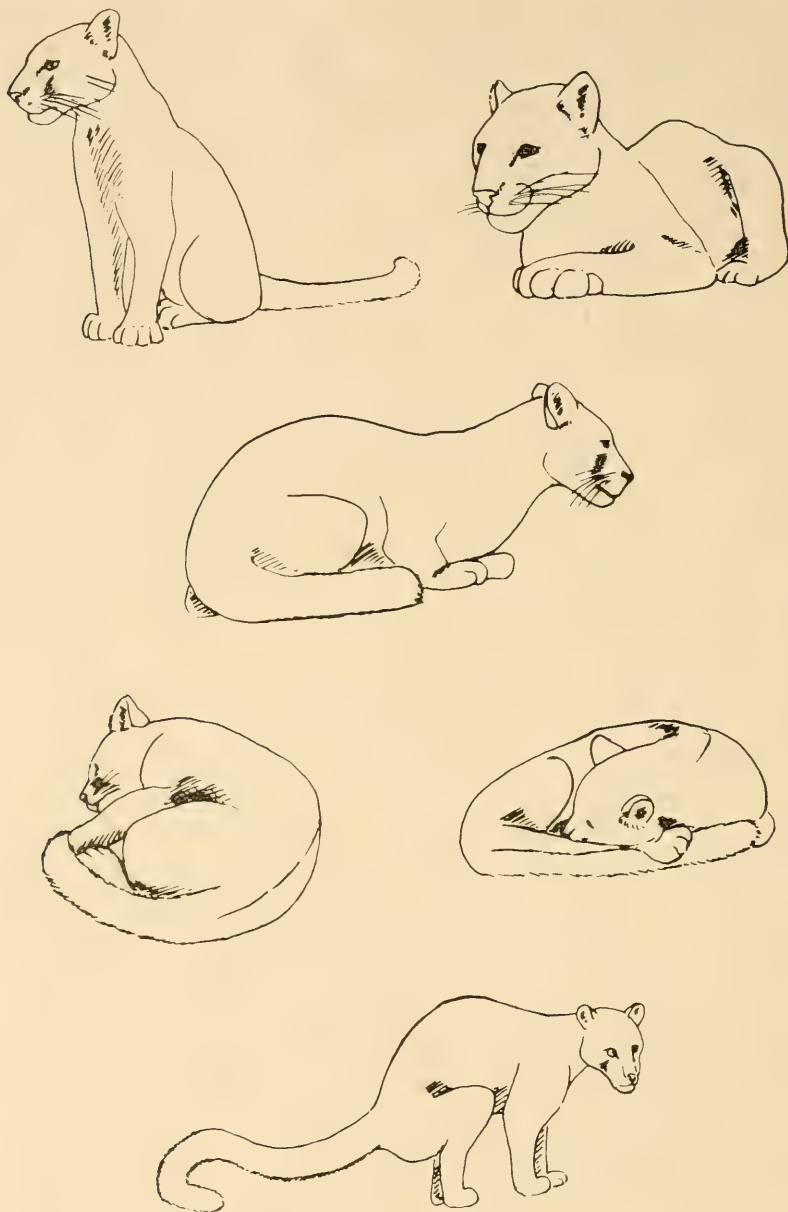
5. Ruhestellungen

Die Ruhestellungen des Nebelparders sind die gleichen, wie wir sie auch bei anderen großen Katzen finden. Beim Sitzen auf den Keulen bleibt der Schwanz sehr oder weniger gerade nach hinten ausgestreckt (Abb. 16). Beim Sitzliegen bleiben die Vorderpfoten meist nach vorne gestreckt (Abb. 17), nicht eingewinkelt, höchstens einmal etwas übereinander gelegt, selten nur weiter unter den Körper zurückgenommen wie im Genus *Felis* (Abb. 18); der Schwanz ist dabei ebenfalls ausgestreckt oder seitlich um den Körper gelegt (Abb. 18). Beim Sitzen oder Sitzliegen auf einem Ast hängt er lang herunter (Tafel I, Fig. 2).

Auf erhöhtem Platz werden häufig auch die Vorderpfoten über den Rand herunter hängen gelassen. Bei der Ruhestellung Liegen (Tafel I, Fig. 3), d. h. Hinterkörper in Seitlage, Hinterbeine nach der gleichen Seite liegend, Vorderkörper wie im Sitzliegen mit vorgestreckten Pfoten, liegt der Schwanz meist lang nach hinten, ist manchmal aber auch angelegt.

6. Schlafstellungen

Die Schlafstellungen des Nebelparders entsprechen denen, die allgemein von Feliden bekannt sind und von Grimm (1935) für die Hauskatze beschrieben wurden, also flachbogige Lage, Viertel- bis Halb- bis Vollkreislage und Seitstrecklage (Abb. 19 und 20). Auch die von Grimm festgestellte durchschnittliche Temperaturabhängigkeit der einzelnen Stellungen kann für die hier behandelte Art bestätigt werden. Bei niedriger Temperatur nimmt der Nebelparder weit häufiger die Halbkreis- bis Vollkreislage ein als bei hoher.



Ruhestellungen:

Abb. 16: Ruhesitzen mit nach hinten ausgestrecktem Schwanz.

Abb. 17: (oben rechts): Sitzliegen.

Abb. 18: Sitzliegen in feliner (sensu stricto) Art, mit weit unter den Körper zurückgenommenen Vorderpfoten und an den Körper herangelegtem Schwanz.

Schlafstellungen:

Abb. 19: Schlafstellung Halbkreislage.

Abb. 20: (rechts): Schlafstellung Dreiviertelkreislage.

Abb. 21: Kotstellung, hinten niedergeduckt und Schwanz im Bereich hinter der Wurzel etwas angehoben.

Im Winter wird der Schlafplatz möglichst nahe an der Käfigheizung gewählt. Der Nebelparder erscheint wärmeliebender als andere große Katzen, wie z. B. der Leopard.

Bei sehr großer Hitze, die den Nebelparder sonst kaum zu beeinträchtigen scheint, ist bisweilen auch ein Schlaf in Rückenlage zu beobachten, wie er häufig bei den Pantherkatzen zu sehen ist. Bei anderen Feliden habe ich diese Schlafstellung nur selten festgestellt, und dann auch stets nur bei starker Wärme.

Das von den meisten Feliden bekannte Sich-Dehnen und Strecken nach dem Schlaf mit Durchstrecken der Hinterbeine und dann der Vorderbeine wird auch vom Nebelparder ausgeführt.

7. K o t e n u n d H a r n e n

Das Koten und Harnen geschieht beim Nebelparder stets in der von Leyhausen (1953) beschriebenen felidentypischen Weise, hinten niedergeduckt und den Schwanz etwas angehoben (Abb. 21). Die von vielen Feliden zusätzlich bekannte Form des Markierungsharnens (Fiedler 1957), stehend, mit erhobenem Schwanz, sah ich bei ihm nie, wie auch nach Fiedler und eigenen Beobachtungen vom Puma kein Fall von Harnverspritzen bekannt ist. Das schließt allerdings nicht aus, daß es nicht doch selten bei beiden Arten vorkommt.

Ähnlich wie bei den Pantherkatzen kann beim Harnen schwaches Hinterpfotenauswischen erfolgen. Bei einem Jungtier sah der Autor einige Scharrbewegungen mit den Hinterpfoten an einer Harnlache (im Alter von 33 Tagen). Ein Verscharren mit den Vorderpfoten wie die Hauskatze kennt der Nebelparder nicht.

8. F l e h m e n

Das Flehmen (Rümpfbewegung) als Reaktion auf verschiedene Geruchsreize wird ausführlich von Schneider (1932) für die Großkatzen und einige Kleinkatzen beschrieben und von Leyhausen (1950) mit für die systematische Beurteilung der *Pantherinae* gebraucht.

Das Flehmen des Nebelparders ist nicht so ausdrucksstark wie bei den Pantherkatzen, da die Oberlippe dabei nur sehr wenig hochgezogen wird und keine oder nur sehr geringe Faltenbildung um Lippe, Nase und Auge auftritt. Die Gebärde wird dadurch weniger auffallend; das Flehmen des Nebelparders entspricht darin mehr dem der *Felinae*, wie es Leyhausen (1953) für eine Ozelotkatze (*Leopardus tigrinus*, nicht *wiedi*, wie in der Arbeit angegeben / Leyhausen 1963) beschreibt.

Die Zunge bleibt dabei nicht ganz im Mund wie bei Löwe oder Leopard, hängt aber auch nicht so weit heraus wie beim Tiger, sondern wird nach vorne zwischen die Eckzähne geschoben und hängt dann meistens an der

Spitze noch ein kleines Stück nach unten, je nach Intensität des Flehmens in verschieden starkem Maße (Abb. 52). Allerdings konnte ich das Flehmen des Nebelparders in stärkerer Intensität nur bei ♀♀ sehen (verglichen mit den Intensitätsabstufungen bei den Pantherkatzen), so daß die Zunge eventuell bei den ♂♂ in stärkster Flehmintensität durchaus auch noch etwas weiter heraushängen mag.

9. Stimme

Stimmäußerungen, die dem Brüllen des Genus *Panthera* entsprechen, konnten beim Nebelparder nie bemerkt werden.

Hervorzuheben ist dagegen ein verschieden kurzer, ziemlich heller, klagend klingender mauzender Ruf, der in der Klangfarbe zwischen dem „Partnerruf“ (Hemmer, 1966) des Jaguars und dem entsprechenden Ruf des Pumas steht. Diesen lauten Mauzruf hörte ich nur von einem jüngeren ♀ dem vertrauten Pfleger gegenüber.⁸⁾

In erhöhter Lautstärke und etwas länger anhaltend ist es wahrscheinlich dieser Partnerruf des Nebelparders, der von Selous & Banks (zit. nach Denis 1965) als „moaning roar“ beschrieben wird, da auch der homologe Rufe des Tigers oder des Irbis (vgl. dort!) in hoher Lautstärke mit dieser Beschreibung ziemlich genau getroffen wird. Sehr ähnlich diesem Ruf, nur leiser, ist ein als Jungenruf gebrauchtes Mauzen⁹⁾, das wiederum einem ebenfalls dem Pfleger gegenüber gebrauchten leisen Mauzen sehr ähnelt.

Das „Begrüßungsprusten“, das früher nur vom Tiger (Leyhausen 1950) beschrieben war und erst in jüngster Zeit vom Verfasser als den Pantherkatzen fast generell angehörig erkannt wurde (Hemmer, 1966), gehört ebenfalls zum Lautrepertoire des Nebelparders, wird von ihm in der gleichen Situation wie beim Tiger angewandt und entspricht dem Tigerprusten vollkommen, ist nur leiser als normalerweise beim Tiger. Zu beschreiben ist dieser Laut am besten als ein kurzes, tonloses, meckerndes Prusten. Dieses Prusten ist auch in dem von Selous & Banks (zit. nach Denis 1964) erwähnten „peculiar chuckle“ ihres zahmen Männchens zu sehen.¹⁰⁾

Wie beim Tiger kann das Prusten auch durch Nachahmung von Seiten des Beobachters als Antwort ausgelöst werden, allerdings nicht so leicht wie beim Tiger. Dem Pfleger gegenüber, der, wenn er mit dem Tier sehr vertraut ist, mit Prusten begrüßt wird, kann daraufhin der oben beschriebene mauzende Ruf ziemlich unmittelbar folgen.

⁸⁾ Fellner beschreibt den lauten Mauzruf des ♀ nach dem ♂ als „Mä-Mä“.

⁹⁾ Fellner erwähnt diesen Ruf mit der gleichen Umschreibung: „Mä-Mä“.

¹⁰⁾ Fellner erwähnt diesen Laut als tiefes, gutturales „Brr-Brr“.

An anderen Lautäußerungen besitzt der adulte Nebelparder nach den Beobachtungen des Verfassers besonders noch das von allen Katzen her bekannte Knurren, Grollen und Fauchen in den verschiedenen Übergängen, in Angriffs- und Abwehrstimmung und deren Überlagerung.¹¹⁾

Bei Störung ist ein lang anhaltendes lautes, wechselnd an- und abschwelendes Grollen zu vernehmen. Beim Angriff aus der Verteidigung heraus auf Unterschreitung einer kritischen Distanz hin wird ein lauter, harter, hustenartiger Laut spuckend hervorgestoßen, der dem bekannten Spucken der kleinen Katzen und dem hustenartigen Angriffslaut der *Pantherinae* homolog erscheint.

Das Schnurren des Nebelparders konnte ich als einzige Lautäußerung nicht selbst hören; es soll das einer Kleinkatze sein (Sanderson 1956, Steinbacher 1955), also Schnurren expiratorisch und inspiratorisch wie bei der Hauskatze.

10. Erkundungsverhalten

Unter „Erkundungsverhalten“ seien diejenigen Verhaltensbewegungen verstanden, die im Zusammenhang mit dem Erkunden dem Tier unbekannter Faktoren oder Ereignisse in der Umgebung auftreten. Das Lauern auf Beute, das auf ein dem Tier bekanntes Ziel ausgerichtet ist, fällt ebenso wenig unter diesen Begriff wie das einfach passive Beobachten von Vorgängen in der Umgebung, das sich meist nur in der Mimik, nicht aber in einer Gesamtbewegung ausdrückt.

Auslöser für das Erkundungsverhalten unter Zoobedingungen können dem Tier an sich bekannte akustische Reize (z. B. im Zusammenhang mit der Fütterung) aus ihm ungewohnter Richtung sein. Unter Freilandbedingungen mag dieses Verhalten in der Rolle des „Sicherns“ spontan auftreten. Beim Erkundungsverhalten drückt sich der Nebelparder ganz auf die Unterlage, flacht den Körper so weit wie möglich ab und streckt den Hals vor, den Kopf dabei in verschiedenem Grade, je nach den Umgebungsverhältnissen, vom Boden abgehoben (Tafel I, Fig. 4). Im Gegensatz zum Lauern, wo das Tier für den Absprung versammelt ist, sind hier die Vorderbeine nicht im Ellbogen stark gewinkelt, die Hinterpfoten nicht unter dem Körper als Hebeldrehpunkt fest aufgedrückt, der Rücken nicht leicht aufgekrümmt und der Hals weiter vorgestreckt (zur Mimik beim Erkundungsverhalten vgl. unter „Beobachten“ im Kapitel Mimik).

Der Nebelparder kann sich in Erkundungsstellung je nach Örtlichkeit, an der er sich gerade befindet, sowohl auf dem Boden wie auf einem erhöhten Platz oder auf einem starken Ast ducken.

¹¹⁾ Fellner unterscheidet noch ein „Ma-Ma“ als „auffordernden Laut“, während das von ihm beobachtete ♀ sucht oder auf Nahrung wartet. Es handelt sich hier um einen normalen Mauzlaut.

11. Mutter-Kind-Beziehungen / Jungenaufzucht

Tragen der Jungen:

Nach Aussperren des Nebelparder-♀ aus dem Käfig zum Zweck der Gehegereinigung und dem folgenden Zurückkommen, aber auch nach anderen größeren Störungen, ist das Tier in den ersten Lebenswochen der Jungen stets in großer Erregung und trägt, meist nach sorgfältigem Untersuchen des Käfigs durch Beriechen und Betasten, eventuell auch nach sehr kurzer Beschäftigung mit einem währenddessen in den Käfig gelegten Futtertier, aus der Wurfkiste ein Junges heraus und für kürzere oder längere Zeit (oft viele Minuten lang) im Käfig herum, meist in Stereotypieläufen an der Käfigscheibe entlang (Tafel I, Fig. 5).

Manchmal wird, nachdem schließlich das Jungtier wieder zurückgebracht wurde, auch noch ein zweites Junges heraus- und herumgetragen. Die Dauer des Tragens des ersten Jungen — es handelte sich bei diesem normalerweise um das schwächste (0,1) — steht in direkter Beziehung zum Grad der Erregung des Muttertieres bzw. zum Grad der Störung.

Bei der ersten dieser Beobachtungen am 11. Lebenstag der Jungen, an dem die Aussperrung der Mutter zum erstenmal nach der Geburt der Jungen vorgenommen werden mußte, wird das erste Junge viele Minuten lang herumgetragen, zwischendurch oft kurz abgelegt und wieder neu gefaßt. Der Tragegriff erfolgt dabei meist um das Genick, etwas schräg über die Schulter, so daß der Kopf auf der einen, der Körper auf der anderen Seite zu hängen kommt (Abb. 22—24). Das Gebiß der Mutter umfaßt so die ganze Dicke des Halses. Selten wird der Griff auch um den Rücken in Körpermitte genommen. Die Jungen hängen dabei in Tragstarre, etwas nach vorne eingerollt, den kurzen Schwanz zwischen den Hinterbeinen an den Bauch hochgelegt.¹²⁾

Nachdem das erste Junge wieder zurück in die Wurfkiste getragen worden ist, wird ein zweites herausgebracht, aber in auffallender Weise weit kürzer als das erste getragen.

Die Erklärung für dieses Verhalten ist darin zu suchen, daß die starke Störung unmittelbar in Nähe des „Nestortes“ wohl als Auslöser für die Instinkthandlung „Jungentransport“ (Leyhausen 1956 a) wirkt, die in diesem Fall ein Wegtragen der Jungen aus einem gefährdeten in ein anderes, sicheres Versteck zur Folge hat. Je nach Grad und Dauer der Störung resultiert eine verschieden starke Erregung des Muttertieres, die sich in der Dauer des Tragens, d. h. unter natürlichen Bedingungen in der Länge des Weges auswirkt, den das Tier bei der Verschleppung seiner Jungen zwischen den alten und einen neuen Nestplatz legt.

Da ein Verbringen der Jungen an einen anderen Ort hier im geschlossenen Käfig jedoch nicht möglich ist, ergibt sich für die Nebelparderin eine

¹²⁾ Fellner beschreibt gleichfalls, daß mit Schulter/Hals-Griff getragene Junge in Tragstarre verfallen, während sie sich bei Bauchgriff wehren.



Tragen der Jungen durch das Muttertier:

Abb. 22: (oben links): Junges 11 Tage alt — Tragegriff ganz um den Hals geschlossen.

Abb. 23: (oben rechts): desgl., Frontalansicht.

Abb. 24: (Mitte links): Junges 18 Tage alt — Griff gleichfalls noch um den Hals geschlossen.

Abb. 25: (Mitte rechts): Junges 31 Tage alt — Aufnehmen in den Tragegriff, der nur noch über den Nacken gefaßt wird.

Abb. 26: (unten): desgl., Aufnehmen in den Tragegriff mit Fassen in der Genickregion.

Konfliktsituation, die erst bei abklingender Erregung ein Niederlegen des Jungen am alten Nestort gestattet.

Daraus wird die weit kürzere Tragezeit für das zweite Junge verständlich, das nur bei vorheriger größerer Erregung überhaupt noch aufgenommen wird, wenn die momentane Erregungshöhe, die bereits gerade ein Ablegen des getragenen Jungen im alten Nest gestattet, einen Schwellenwert noch übersteigt, der im Nestbezirk zur erneuten Auslösung des Jungentransportes maßgeblich ist. Das Ablegen wird dann infolge weiter erniedrigten Erregungspegels weit rascher erreicht als beim ersten Mal. Das dritte Junge wird dann in keinem Fall mehr aufgenommen.

Daß unter natürlichen Bedingungen die Instinkthandlung Jungentransport, die durch Beunruhigung am Nestplatz ausgelöst wird, bei der Mutterkatze nicht ermüdet, bevor alle Jungen am neuen Platz sind, zeigte Leyhausen (1956 a). In unserem Fall handelt es sich aber um eine unbiologische Situation, in der gezwungenermaßen der alte mit dem nach dem Jungentransport erreichten neuen Nestort identisch ist. Dadurch entsteht beim Zurückbringen schon des ersten weggetragenen Jungen für den Nebelparder die Situation ‚Junge alle im neuen Nest‘, die ein weiteres Wegtragen erübrigt. Wir sehen, daß tatsächlich ein zweites Junges nur bei noch anhaltender stärkerer Erregung über eine vorherige Störung aufgenommen wird.

Beim Herwenden des Kopfes gegen die Trennscheibe im Zuge der gegen die Außenstehenden gerichteten Stereotypietrageläufe zeigt sich, daß der Junge transportierende Nebelparder gegen die Besucher vor der Scheibe, die Anlaß zu längerem Anhalten einer Erregungssituation geben können, in der Ohrstellung den Ausdruck zeigt (Abb. 23), der festes Zubeißen und andererseits die Drohstellung der Feliden charakterisiert (Leyhausen 1956 a) und von Leyhausen als „Beißdrohung“ bezeichnet wurde.

Am 18. Lebenstag der Jungen wird ersichtlich, daß die Mutter von einem abgelegten Jungen erst durch mehrere Schreie wieder zum Aufnehmen und in das Nest Zurücktransportieren angeregt wird. Die Schreie der Jungen dienen in diesem Fall demnach als Auslöser für die Instinkthandlung ‚in das Nest eintragen‘. Die Beobachtung Leyhausen (1956 a) an der Hauskatze, daß die Mutter nach jedem Schrei einen „Intentionsruck“ bekommt, aber erst nach einigen Schreien hintereinander ganz aufsteht, kann somit auch für den Nebelparder bestätigt werden.

Das Tragen der Jungen im Anschluß an eine Störung am Nestplatz nimmt an Häufigkeit und jeweiliger Dauer mit dem Älterwerden der Jungen ab, um in der 6. Woche allmählich zu verschwinden.¹³⁾ Da die Jungen aber zu dieser Zeit schon weit größer und schwerer als in den ersten drei Wochen sind, kann die Mutter nicht mehr den Tragegriff anwenden, wie sie ihn anfangs ausführte, d. h. Griff um den ganzen Hals. Jetzt wird nur noch im Genick gegriffen, ohne den Hals ganz zu umfassen, bzw. auch am Nak-

¹³⁾ Fellner beobachtete es zum letztenmal im Alter von 2½ Monaten.

kenfell getragen (Abb. 25 und 26). Das Aufnehmen der Jungen fällt dabei ersichtlich schwerer.

Bei ungeschicktem Tragegriff bleibt das Junge nicht in Tragestarre, sondern strampelt schon am 22. Tag recht stark mit den Hinterbeinen.

Weitere Verhaltensweisen bei der Jungenaufzucht:

Von anderen Verhaltensweisen, die in der Mutter-Kind-Beziehung während der Jungenaufzucht zu beobachten sind, seien hier noch einige Daten mitgeteilt:

Am 27. Tag wird zum erstenmal eine Stimmföhlung von Mutter und Jungen bemerkt. Beim Hereinkommen in den Käfig aus dem Außengehege mauzt die Nebelparderin vor der Kiste, die Jungen bewegen sich daraufhin gegen den Eingang zu. Auch Rufe der Jungen erfolgen manchmal auf das Mauzen der Mutter hin, das als Jungenruf aufzufassen ist.¹⁴⁾

Zu Beginn der Spielhandlungen der Jungen in den ersten 5 Wochen nimmt in der Wurfkiste die Mutter aktiven Anteil; genauere Beobachtungen darüber waren infolge des dort herrschenden Halbdunkels nicht möglich. Später spielen die Jungen mehr untereinander, oder beziehen die Mutter als mehr passiven Teilnehmer in die Beutefangspiele ein. Wenn die Jungen in den ersten 3 Wochen außerhalb der Kiste im Käfig herumspielen, werden sie stets aufmerksam von der Mutter beobachtet. Werden aus den Spielbalgereien der Jungen in späterer Zeit manchmal, wie am 54. Tag beim Fressen beobachtet, ernsthaftere Streitereien, so tritt sie manchmal störend dazwischen.¹⁵⁾

Wenn die Kletterfähigkeit der Jungen in der vollen Entfaltungsphase steht, von der 7. bis etwa zur 12. Woche, springt die Nebelparderin auffallend häufig — weit häufiger als sie es sonst zu tun pflegt — in die höchsten Äste des Kletterbaumes und wartet dort auf die Jungen, die ihr nachzuklettern versuchen und „zwingt“ sie sozusagen damit, auch die oberen Zweige zu erklettern und ihre Kletterfähigkeit zu üben (Tafel I, Fig. 6). Ob sie dabei auch stimmlich mit leisem Mauzen lockt, war infolge der Schallabschwächung durch die Käfigscheibe nicht festzustellen; teilweise scheint es jedoch der Fall zu sein.¹⁶⁾

Während die Mutter am 54. Tag die Jungen von ihrem Futterfleisch Teile wegnehmen läßt, sprang sie noch am 50. Tag damit auf die Kiste, nachdem sich die Jungen vorher ohne ersichtlich ernsthafte Freißversuche etwas damit beschäftigt hatten, und entzog es so ihrem Zugriff.¹⁷⁾

¹⁴⁾ F e l l n e r erwähnt ein „Mä-Mä“, wenn sie nach den Jungen ruft, die ihr daraufhin mit einem leisen zarten „Mi-Mi“ antworten: „Stimmföhlungslaute“.

¹⁵⁾ Gleiches berichtet auch F e l l n e r.

¹⁶⁾ Wie F e l l n e r beobachtete, schützt sie die kletternden Jungen auch aktiv vor dem Herunterfallen.

¹⁷⁾ Wie F e l l n e r feststellte, läßt das Muttertier sich auch noch längere Zeit später Beute von den Jungen wegnehmen.

Ein Fellbelecken seitens der Mutter kommt ab Geburt regelmäßig zur Ausführung. Bis zum 17./18. Tag wird allerdings das Fell der Jungen dabei immer sehr naß gemacht, was z. T. aber auch auf das oft lange Herumtragen zurückzuführen ist. Ab dem 18. Tag treibt dann die Mutter normale Fellpflege bei den Jungen; ihr Fell ist jetzt nach dem Belecken nicht mehr feucht. Dieses Belecken der Jungen hält sehr lange an, nimmt in seiner Häufigkeit jedoch in dem Maße ab, wie bei den Jungen selbst die Fellpflegehandlungen reifen. Das Belecken seitens der Mutter wird manchmal aber auch noch im Alter von 6 Monaten und später beobachtet, ist dann aber immer kurz, hauptsächlich das Kopf-Hals-Gebiet betreffend, und der Ausdruck sozialer Fellpflege beim Kontakt mit einem Partner, wie es die Jungen auch gegenseitig machen.

Auf das Zweige-Abreißen als weitere auffällige Verhaltensweise vor Geburt und in der ersten Phase der Aufzucht der Jungen wurde bereits oben hingewiesen.

12. Andere Verhaltensweisen / Kampfverhalten

Eine große Rolle im Freileben spielen naturgemäß Sexual- und Kampfverhaltensweisen. In der Gefangenhaltung kommen jedoch gerade diese Verhaltensweisen bei den größeren Katzen, jedenfalls was die Kämpfe betrifft, meist zu kurz (während Sexualverhaltensweisen oft übermäßig betont werden).

Die Begattung des Nebelparders konnte vom Verfasser leider nicht beobachtet werden.¹⁸⁾ Zur Zeit der ersten Beobachtungen des Paares muß das ♀ schon trächtig gewesen sein; in der kurzen Brunftphase, die zum zweiten Wurf führte, waren Beobachtungen durch anderweitige Verhinderung des Autors nicht möglich.

Gleicherweise konnte in den Beobachtungszeiten bei den adulten Tieren, die nur einzeln oder in zusammengewöhnten Paaren gehalten wurden, kein Kampfverhalten festgestellt werden. Komponenten des Kampfverhaltens wurden lediglich bei den Balgereien der Jungen untereinander oder älteren Jungen mit der Mutter ersichtlich.

Gegen den Anspruch oder das Zupacken-Wollen des Kampfpartners wirft sich der Angegriffene auf den Rücken und wehrt, wie es Leyhausen (1956 a) für den Kampf der Hauskater beschreibt, diesen mit Gebiß und Pranken ab. Meist kommt es dann zu gegenseitigem Überrollen, Fassen und Heranziehen mit den Pranken und zu gegenseitiger Bauch-an-Bauch-Seitlage. In dieser Phase wird der Kampfpartner mit den Hinterpranken jedoch nicht gekratzt oder weggestoßen, wie es bei den meisten Feliden dann der Fall wäre, sondern infolge der großen Beweglichkeit der Hinterextremitäten mit diesen erfaßt und heranzuziehen und festzuhalten versucht, ganz genauso, wie es Leyhausen (1963) für die Spielkämpfe der Baumozelots (*Leopardus wiedi*) beschreibt.

¹⁸⁾ Auch Fellner macht keine Angaben darüber.

III. Gefangenschaftsbedingte Verhaltensweisen

1. Verhalten in fremder Umgebung

Am Tag nach der Einsetzung eines noch sehr scheuen Paares (von dem das ♀ später die Jungen bekam) in das Schaugehege konnte das Verhalten in der noch ungewohnten Umgebung beobachtet werden. Als der Verfasser an diesem Morgen als erster an die Käfigscheibe trat, zogen sich beide Tiere, die sowieso schon in der Ecke nahe der Tür dicht zusammensaßen, noch weiter in diese Ecke zurück, fauchten stark und nahmen Abwehrstellung ein, mit leichtem Buckeln und Ohrenanlegen.

Bald darauf gingen sie dann, als öfters mehrere Besucher kamen, nicht mehr jedesmal in Abwehrstellung, blieben aber fast den ganzen Tag in die Ecke gekauert. Nur bei längerer Ruhe wagten sie sich weiter vor und untersuchten tastend und schnuppernd hauptsächlich den hinteren Gehegeabschnitt, die unteren Wandteile und besonders den Spalt unter der Tür, in der gleichen Weise, wie es Leyhausen (1953) von seiner Tigerkatze (oder Ozelotkatze/*Leopardus tigrina*) beschreibt.

Selbst nach Wochen hatte sich an diesem Verhalten noch nicht viel geändert. Die Tiere wurden nachts aktiver, wenn alles ruhig war, und zogen sich tagsüber in die Ecke, später in eine Kiste zurück, die in den Käfig gestellt worden war. Von dort aus unternommene Vorstöße begannen fast stets mit tastendem Untersuchen des Geheges, hauptsächlich der Ecken. Erst später sprangen die Tiere auch auf die Kiste hinauf, um sich bei Störungen aber meist wieder sofort in sie zurückzuziehen. Der Außenkäfig wurde bei Öffnen der Verbindungspforte nur nach einiger Zeit vom ♀, vom ♂ freiwillig jedoch überhaupt nicht betreten, so daß es größte Schwierigkeiten bereitete, letzteres überhaupt zur Reinigung aus dem Käfig herauszubekommen.

Die Umsetzung und Freilassung eines jungen, sehr jung in den Zoo gekommenen und einigermaßen zahmen ♀ sowie eines adulten ♂ in einen neuen, für beide Tiere fremden Käfig konnte der Verfasser unmittelbar mitbeobachten. Das ♀ schießt nach Anhebung der Transportkiste (Öffnung nach unten) sofort heraus und in den Käfigraum hinein und an den Gitterwänden in die Höhe. Es knurrt wild gegen den Wärter, der halb im Käfig steht, greift aber nicht an. Dann rast es anscheinend planlos im Gehege hin und her, ehe es zur Ruhe kommt. Das ♂ ist aus seiner Kiste überhaupt nicht herauszubekommen; gegen alle Versuche des Heraustreibens knurrt und faucht es heftig.

Nach Eingewöhnung der beiden Tiere in diesem Käfig ist tagsüber gewöhnlich nur das ♀ frei zu sehen; es schläft meist auf einem erhöht angebrachten Brett. Das ♂ bleibt dagegen überwiegend in seine Kiste zurückgezogen und schläft dort.

Die Aktivitätsphasen aller beobachteten Nebelparder entsprechen denen, die Haas (1958) für andere Großkatzen im allgemeinen feststellt. Es

lassen sich wie dort zwei Hauptaktivitätsmaxima unterscheiden, von denen das erste in die frühen Morgenstunden fällt. Dann folgt eine Ruhepause, der „Mittagssattel“, der im Sommer normalerweise ausgeprägter als im Winter ist (ebenfalls den Haasschen Ergebnissen entsprechend). Die zweite Hauptaktivitätsphase wird bei den im Innenkäfig gehaltenen Tieren meist bereits um die Mittagszeit eingeleitet, wenn der Pfleger die Käfige säubert und die Tiere dadurch aufstören muß. Aktivitäts- und Ruhephasen wechseln dann in kürzeren Abständen bis gegen Spätnachmittag (Fütterung!). Bei den in einem Außenkäfig hausenden Individuen ist diese zweite Aktivitätsphase mehr gegen Spätnachmittag und Abend verschoben.

2. Stereotypieläufe

Die Bewegungsaktivität erschöpft sich bei allein gehaltenen Tieren zum größten Teil in Stereotypieläufen verschiedener Art, so auch bei dem zuerst im Schaukäfig längere Zeit hindurch beobachteten adulten ♂. Dabei war in keinem Fall ein gegen einen Außeneinfluß gerichtetes Laufen festzustellen, wie es Holzapfel (1939) von Caniden beschreibt, deren Stereotypen durch Besucher am Gehege beeinflußt wurden und die dabei auf diese hin ausgerichtet blieben. Der Nebelparder störte sich in seinen Stereotypieläufen in keinem Fall erkennbar an Besuchern vor der Glasscheibe.

Bei geschlossenem Innenkäfig beschrieb er meist Kreisbahnen um den zentralen Kletterbaum, die in manchen Fällen in eine der Gehegeecken aus nicht ohne weiteres ersichtlichen Gründen ausgeweitet werden konnten. Die Schrittfolge wiederholte sich dabei stets am gleichen Punkt in fast genau entsprechender Weise (Taf. II, Fig. 1—3).

War die Verbindungspforte zum Außenkäfig geöffnet, so konnte man oft Achterschleifen beobachten, deren Knoten in der Pforte selbst lag; das Tier beschrieb also im Innenkäfig eine Kreisbahn bis zur Tür, um diesen Kreis dann im Außenkäfig in entgegengesätzlichem Drehsinn fortzusetzen usw.

Vom einfachen Kreislaufen im Innen- oder Außenkäfig konnten auch oft Übergänge vorkommen, in der Form, daß einige Kreise in einem der beiden Gehegeabteilungen durchlaufen wurden, dann eine Achterschlinge kam, anschließend Kreisbahnen im anderen Teil und dann wiederum ein Wechsel. Gerade bei dieser Art steigerte sich das Tier oft in sehr schnellen Lauf hinein, bei dem die Steuerfunktion des langen Schwanzes in den Gehegeecken gut zum Ausdruck kam (vgl. Taf. II, Fig. 1—3).

In der gesteigerten Erregung kurz vor der Fütterungszeit wurde die Geschwindigkeit des Stereotypielaufes noch größer und das Tier sprang an der knapp vor einer Ecke befindlichen Tür zum Gehege, durch deren obere Luke das Fleisch hineingeworfen wurde, aus dem Lauf heraus hoch, stieß sich mit den Vorderpranken oben wieder ab und landete mit einer vom Kopf her beginnenden Körperdrehung in der Ecke in der neuen Laufrichtung (Taf. II, Fig. 4).

Bei noch weiterer Intensitätssteigerung verließen schließlich auch im freien Sprung die Hinterbeine den Boden und der Nebelparder übersprang so ohne besonderen Anlauf, manchmal auch fast aus dem Stand, Höhen von über 1,20 m. Ähnliches Hochspringen an dieser Tür (mit kurzem Festhalten an der Futterluke) konnte in gleicher Situation auch später von dem ♀ vermerkt werden. Während dieser Erregungsperiode konnten die Stereotypieläufe durch Liegen und Fellputzen im Übersprung für kurze Zeit unterbrochen werden.

Im Gegensatz zu diesem hier besprochenen ♂ zeigte das anfänglich weniger gut eingewöhnte und scheuere ♀ sowohl unabhängig wie auch beim Herumtragen der Jungen, wie oben erwähnt, gegen die Besucherfrontscheibe hin gewandte flache Achterschlingen des Stereotypielaufes, den Beschreibungen von Holzapfel entsprechend. Beim Tragen der Jungen kam manchmal auch ein Hochstellen auf den Hinterbeinen an der Scheibe im Rahmen der Stereotypiebewegung vor.

Ein ziemlich junges ♀ demonstrierte in stereotyper Weise seine Kletterkunst und Körperbeherrschung an den Gitterwänden seines Käfigs. Das Tier jagte nach Störung durch den Wärter mit großen Klettersprüngen an einer Gitterwand empor, kopfunter an die Gitterdecke, von dort in Fortsetzung des Schwunges mit Rückwärtsdrehsprung, fast einem Rückwärts-salto, auf den Boden in die gegenüberliegende Käfigecke, um mit sofortiger Wendung von neuem zu beginnen.

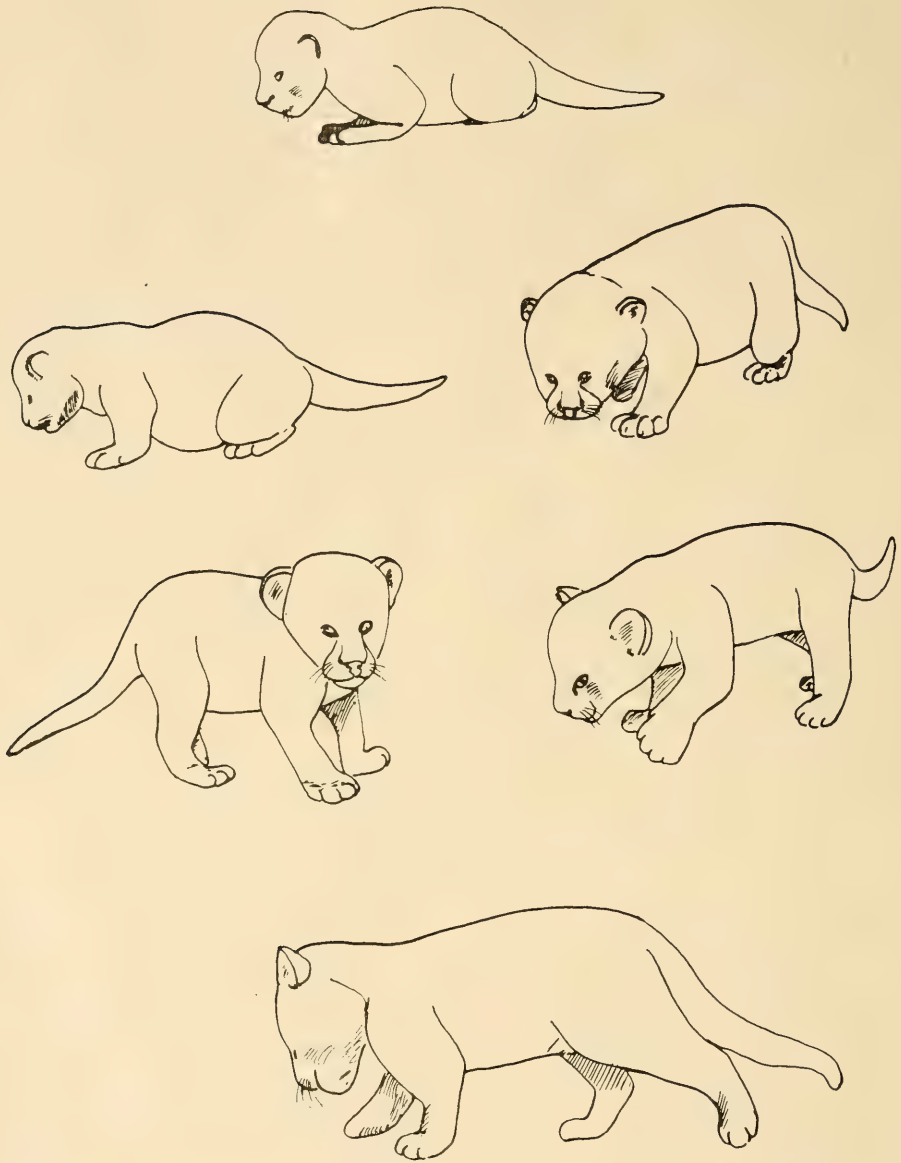
IV. Verhaltensentwicklung der Jungen

1. Fortbewegung

Gehen und Laufen:

In den ersten beiden Lebenswochen ist die Bewegungsfähigkeit der Jungtiere noch sehr wenig entwickelt. Am 11. Tag¹⁹⁾ wird ein sehr langsames, zögerndes Kriechen beobachtet. Am 18. Tag ist die Fähigkeit zu langsam voranschiebigem Kriechen recht gut; die Bewegungen bei diesem Krabbeln sind jedoch noch recht unkoordiniert; die Hinterextremitäten haben gegenüber den Vorderextremitäten einen deutlichen Entwicklungsrückstand (Abb. 27). Das eigentliche Gehvermögen beginnt im Alter von 19 bis 20 Tagen zu reifen, mit Abheben zuerst des Vorderkörpers vom Boden. Mit 21—22 Tagen gelingt bereits ein richtiges Gehen mit ganz abgehobenem Körper, aber noch sehr unsicher und schwankend (Abb. 29). Die Fortbewegung über längere Strecken ist noch mit Krabbeln gemischt (Abb. 28). In der 4. Lebenswoche entwickelt sich das Gehen rasch weiter. Mit 27 Tagen

¹⁹⁾ Fellner irrt hier mit der Angabe, die Jungen seien erstmals am 12. Tag außerhalb der Wurfkiste zu sehen gewesen.



Entwicklung der Gehfähigkeit:

- Abb. 27: Langsam voranschiebendes Kriechen im Alter von 18 Tagen; ganze Sohlenfläche der Vorder- und Hinterextremitäten aufgesetzt.
- Abb. 28: (zweite Reihe links): Kriechen mit stärker vom Boden abgehobenem Körper, im Alter von 22 Tagen.
- Abb. 29: (zweite Reihe rechts): Gehen mit ganz von der Unterlage abgehobenem Körper im Alter von 22 Tagen; Sohlen besonders der Hinterbeine noch ganz aufgesetzt, bei den Vorderbeinen nur noch teilweise.
- Abb. 30: (dritte Reihe links): Extremitäten stärker durchgestreckt, Sohlen nur noch bei den Hinterbeinen teilweise aufgesetzt (33 Tage alt).
- Abb. 31: (dritte Reihe rechts): Noch etwas unsicherer fertiger Zehengang im Alter von 41 Tagen.
- Abb. 32: (unten): Ziemlich sicherer fertiger Zehengang im Alter von 50 Tagen.

können die Jungen schon ziemlich schnell gehen, wenn auch noch immer unsicher.²⁰⁾

Die Sicherheit in dieser Bewegung nimmt in den folgenden Tagen ersichtlich zu. Die Jungen laufen mit 31 Tagen schon längere Zeit im Käfig herum und verlassen selbständig die Nestkiste. Im Laufe der 5. Woche wird die Gehsicherheit immer größer, dennoch ist das rasche Gehen noch etwas schwankend (Abb. 30).²¹⁾

Am Ende der 5. Woche ist außer Gehen auch schneller Lauf möglich geworden; dabei werden mit 34—35 Tagen die ersten Galoppsprünge versucht, die jedoch in ihrer Ausführung noch sehr unkontrolliert sind und dadurch täppisch wirken.

In den darauffolgenden beiden Wochen schreitet die Entwicklung des Laufens und Galoppierens rasch voran, bis sie am Ende der 7. Woche ziemlich vollendet erscheint (Abb. 32). Mit 8—9 Wochen werden alle Bewegungsweisen des Gehens, Laufens und Galoppierens völlig sicher beherrscht.

Springen:

Erste Sprungversuche werden im Alter von 32—33 Tagen gemacht, beim Erklettern des niedrigen Unterrandes der Wurfkiste, mit Versuch des Abdrückens mit Hinter- und Vorderpfoten gleichzeitig. Das Sprungvermögen reift sehr rasch; mit 34—35 Tagen kommen die ersten Galoppsprungversuche dazu. Am 36. Tag wird zum erstenmal ein Sprung nach dem Schwanzende der Mutter registriert, wobei es als bewegtes Objekt richtig lokalisiert und angesprungen wird.

Das Sprungvermögen wird im Laufe der 6. und 7. Woche immer stärker in die Spielhandlungen einbezogen; am 50. Tag springen die Jungen sicher nach tiefhängenden Zweigen, nach dem Schwanz und den Beinen der Mutter, gegenseitig aufeinander u. a. In den anschließenden Tagen lernen die Jungen, im Sprung freien Raum zu überqueren.²²⁾

Mit 38 Tagen springt eines von ihnen von der Kiste herab. Mit genau 11 Wochen springen sie vom Kistenoberrand auf einen nahen Ast des Kletterbaumes. Im Alter von 12 Wochen ist das Sprungvermögen fertig ausgereift und übernimmt im Spielverhalten die Hauptrolle. Es werden weite und hohe Sprünge zielsicher und kraftvoll ausgeführt. Sowohl vom Boden wie auch aus der Überhöhung vom Kistenoberrand oder einem Ast des Bau-

²⁰⁾ Die erste genauere Angabe *Fellners* zur Entwicklung des Gehvermögens sagt das gleiche: „Im Alter von 4 Wochen laufen die Jungen immer noch knickebeinig und wackelig.“

²¹⁾ *Fellner*: „Der Gang der Jungen wird mit 5 Wochen aufrechter, doch sind sie auf der Hinterhand immer noch schwächer.“

²²⁾ Zur Entwicklung des Sprungvermögens sagt *Fellner* lediglich, daß die Jungen im Alter von knapp 6 Wochen viel springen: „In hohen Luftsprüngen springen sie sich gegenseitig an; ebenso springen sie aus dem Stand immer wieder am Stamm hoch.“

mes aus werden andere Junge oder die Mutter im Beutefangspiel angesprungen (Abb. 40).

Klettern:

Das Klettervermögen beginnt im Alter von etwa 30 Tagen zu reifen.²³⁾ Mit 31 Tagen sind die ersten Kletterversuche an der Kistenwand zu beobachten; ein Junges versucht dabei, innerhalb der Kiste an der Wand hochzukommen, was jedoch noch nicht gelingt, da es nur mit einer Vorderpfote an der Wand hochgreift, anstatt mit beiden, und auch offensichtlich keinen Halt findet. Dagegen wird der nicht ganz körperhohe Kistenunterrand schon ohne Schwierigkeiten überwunden.

Etwa ab dieser Zeit spielt ein großer flacher Stein im Käfig für die Jungen eine große Rolle, da sie ihn immer wieder zu erklettern versuchen. Er wird auch später, bis in die 8. Woche etwa, oft Mittelpunkt des Spieles, von einem der Jungen dabei von oben herab gegen die anderen verteidigt („king of the castle“-Spiel).

Mit 33 Tagen werden bereits die Hinterpfoten zum Hochstemmen an der Vorderkante der freien Kistenwand benutzt; auch greifen jetzt beide Vorderpfoten hoch, finden aber immer noch keinen richtigen Halt, so daß es bei diesen Versuchen bleibt.

Mit 36 Tagen versuchen die Jungen oft zu klettern, kommen aber über ein Hochstellen und Hochziehversuche nicht hinaus (Abb. 33). In den darauffolgenden Tagen entwickelt sich dann die Kletterfähigkeit sehr rasch weiter, denn schon mit 40 Tagen gelingt es einem der Jungen, den Kletterbaum bis in größere Höhe zu erklimmen; die anderen beiden können aber noch nicht folgen.²⁴⁾

²³⁾ Die Behauptung Fellners: „Das Klettern entwickelt sich ab 6 Wochen“ ist absolut falsch und dürfte auf mangelhafter Beobachtungsgenauigkeit beruhen, da die Anfangsstadien offensichtlich übersehen wurden. Der Verlässlichkeit anderer Angaben Fellners gegenüber ist daher ebenfalls Vorsicht zu wahren.

²⁴⁾ Dies wertet Fellner offenbar erst als Beginn der Entwicklung der Kletterfähigkeit.

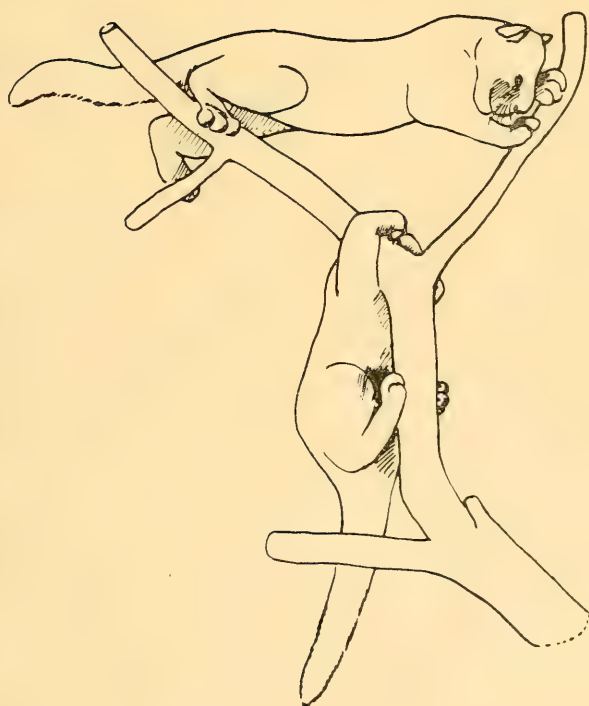
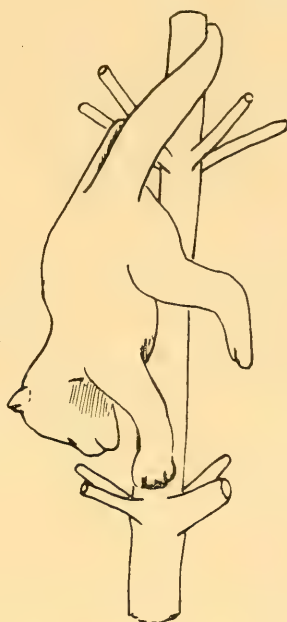
Entwicklung der Kletterfähigkeit:

Abb. 33: Kletterversuch eines Jungen an einem dünnen senkrechten Stamm im Alter von 36 Tagen: Hochstellen und Hochziehversuch.

Abb. 34: (oben Mitte): Kopfabwärtsklettern am Stamm mit Festhalten mit einem Hinterfuß in einer Astverzweigung, im Alter von 50 Tagen.

Abb. 35: (oben rechts): Kopfabwärtsklettern am Stamm mit Festhalten am Stamm selbst (Hinterfüße supiniert), im Alter von 50 Tagen.

Abb. 36: Fertig ausgereiftes Klettern zweier Jungen (120 Tage alt), eines im Rückenhang.



Mit 50 Tagen klettern alle sehr viel im Baum herum, auch an dünnen Zweigen bereits recht gut. Die Jungen versuchen offensichtlich auch der Mutter nachzuklettern, die auffallend häufig in die oberen Zweige springt (Tafel I, Fig. 6).

Das Abwärtsklettern am Stamm geschieht nicht in üblicher Katzenmanier, Hinterteil voran herunterrutschend, sondern stets Kopf voran, teilweise mit Festhalten mit den Hinterpfoten an Astverzweigungen, und nicht als Herabhuschen, sondern langsam (Abb. 34 und 35).

In den folgenden 3—4 Wochen nimmt die Sicherheit im Klettern stetig weiter zu; die Jungen halten sich in zunehmendem Maße in ihren Bewegungsphasen an und auf dem Baum auf.

Mit 11—12 Wochen kann das Klettervermögen als ausgereift angesehen werden;²⁵⁾ die Jungen klettern viel, rasch und sicher; das Abwärtsklettern erfolgt wie zu Beginn weiterhin stets Kopf voran, was somit als die normale Kletterweise des Nebelparders angesehen werden muß. An den Zweigen wird oft auch mit nach unten hängendem Körper geklettert (Abb. 36).

2. Sinnesleistungen

Optischer Sinn:

Am 2. Lebenstag sind die Augen noch geschlossen, am 11. geöffnet.²⁶⁾ Dazwischen liegen leider keine Beobachtungen der Jungen vor. Jedoch scheint das Öffnen der Augen erst kurz vor dem 11. Tag erfolgt zu sein, da an diesem Tag die Lider noch halb geschlossen erscheinen bzw. als noch nicht voll geöffnet.

Das Auge ist zuerst starr; auch am 18. Tag ist der Blick noch ausdruckslos. Jedoch werden zu diesem Zeitpunkt optische Reize schon schwach wahrgenommen, aber noch nicht sicher erfaßt und verarbeitet. Handbewegungen des Beobachters dicht an der Scheibe werden von einem von der Mutter dort abgelegten Jungen in gewisser Weise beachtet, indem sie sehr unkoordinierte, langsame Pfotenbewegungen in Richtung des bewegten Objektes hervorrufen (Abb. 49). Zur gleichen Zeit werden aber auch tastende Versuche mit der Pfote an der Scheibe gemacht.

Auch mit 27 Tagen ist die Reaktion auf optische Reize noch äußerst schwach. Mit 33 Tagen dagegen wird schon auf statische optische Reize besser reagiert; das vor der Sichtscheibe liegende, aufgeschlagene und hell weiße Protokollbuch erregt das Interesse eines der Jungen, das sich

²⁵⁾ Fellner: „Mit 14 Wochen klettern die Jungen völlig sicher in den Baumzweigen umher.“

²⁶⁾ Wie für das erste Augenöffnen die Bemerkung Fellners (für den 12. Tag): „Ihre Augen sind noch geschlossen, doch werden ab und zu eines, dann auch beide geöffnet“ interpretiert werden soll, ist durchaus unklar.

langsam darauf zu bewegt. Mit 36 Tagen kann der optische Sinn als ganz funktionsfähig angesehen werden, da auch rasch bewegte Objekte entfernungsmäßig richtig lokalisiert und angesprungen werden.

Dagegen reagieren die Jungen nicht ersichtlich auf einen dicht an die Scheibe gehaltenen Handspiegel. Auch in den nächsten Wochen verlaufen solche Spiegelversuche negativ und rufen keine sicheren Reaktionen hervor. Mit 87 Tagen ist deutliche Unsicherheit einer der Jungen vor seinem Spiegelbild und seitlich ausweichendes Herumsuchen zu beobachten.

Akustischer Sinn:

Über die Entwicklung des akustischen Sinns kann nur wenig gesagt werden, da unter den gegebenen Beobachtungsverhältnissen eine derartige genauere Überprüfung unmöglich war.

Die Jungen sind seit dem 1. Lebenstag stimmlich aktiv, es ist jedoch nicht festzustellen, ob sie zu dieser frühen Zeit auch schon, wenn auch nur in geringem Maße, hören können. Eine deutliche Hinwendung gegen eine akustische Reizquelle und schwache Ohrenbewegung dabei wird zum ersten Mal am 27. Tag beobachtet.

Geruchssinn:

Ebenso wenig sichere Angaben wie über den akustischen Sinn sind über den Geruchssinn zu machen. Geruchsuntersuchungen am Boden werden kurz andauernd schon am 22. Tag festgestellt. Im Alter von 33 Tagen wird beobachtet, wie eine Harnlache am Boden intensiv berochen wird (nicht betastet, sondern in gleicher Weise, wie es ein adultes Individuum vornimmt). Zu dieser Zeit ist der Geruchssinn demnach wohl schon ziemlich ausgebildet.

Tastsinn:

Aufschlußreiche Beobachtungen liegen mir auch hierfür nicht vor; bei der Hauskatze besitzt der Tastsinn zusammen mit dem Wärmesinn die ausschlaggebende Funktion beim Auffinden der Zitzen der Mutter durch die noch blinden Jungen (Haltenorth 1957) und muß demnach bereits bei der Geburt entwickelt sein. Da die gleichen Umstände vorliegen, ist dies wohl auch auf den Nebelparder zu übertragen. Ein Betasten des Bodens wird, wie auch Geruchsuntersuchungen, zum erstenmal am 22. Tag gesehen.

3. Verteidigungshandlungen

Erste Beobachtung deutlichen Abwehrverhaltens am 27. Lebenstag der Jungen. Sie fauchen, in der hintersten Ecke der Kiste zusammengedrängt, beim Reinigen des Käfigs durch den Pfleger. Das Fauchen selbst erscheint dabei schon fertig ausgebildet²⁷⁾, wenn auch noch durch die kindliche

²⁷⁾ Nach einer Beobachtung F e l l n e r s ist dies sogar schon am 14. Tag der Fall.

Stimme nicht im Klang der Erwachsenen, aber es treten dabei noch keine begleitenden Ausdrucksweisen (Buckeln, Ohrenanlegen) auf.

Die Abwehrstellung — auf den Rücken werfen und mit den Pfoten verteidigen (Abb. 39) — wird schon bald nach Beginn der Balgereien der Jungen untereinander angewandte, zum erstenmal in unsicherer Ausführung am 33. Tag beobachtet.

Am 54. Tag wird heftige Verteidigung des Futterfleisches vermerkt; die Jungen legen eine Pfote zum Schutz über ihr Fleischstück, das, besonders von dem männlichen Jungtier, gegen andere herankommende Jungen sowie auch gegen die Mutter mit Vorderpfotenschlägen energisch verteidigt wird. Diese Abwehrart ist zu diesem Zeitpunkt voll ausgebildet. Mit 58 Tagen nehmen die Jungen beim Angstfauchen während der Käfigreinigung zusätzlich leichte Buckelstellung ein.

4. Spieltrieb / Entwicklung von Beutefang- und Kampftrieb

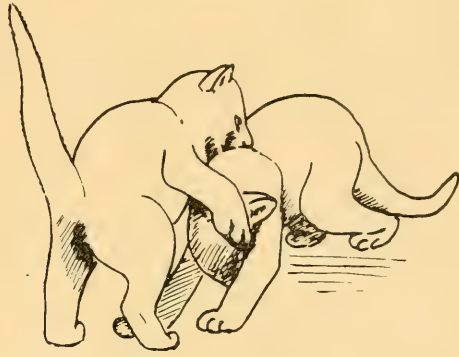
Sich-Balgen:

Ein Sich-Balgen der Jungen entwickelt sich langsam aus dem unbestimmten Umeinander- und Übereinanderkriechen in den ersten 4 Wochen.²⁸⁾ Ein wirklich als solches zu bezeichnendes Balgen der Jungen, bei dem sie übereinander herfallen und sich dabei auch zum erstenmal in Rückenlage verteidigen, wird am 33. Tag beobachtet. Die ersten Versuche zu diesem Sich-Balgen müssen daher früher angesetzt werden. Beim dritten Wurf (1965) wurden Ansätze zu solchen Balgereien auch schon am 30. Tag vermerkt. Mit 36 Tagen sind diese spielerischen Balgereien schon recht stark.

Einen Höhepunkt erreichen die Spielkämpfe ab der Zeit um den 50. Tag, mit Übereinanderherfallen, gegenseitigem Aufrichten, Ringkämpfen, Pfotenschlägen u. a. (Tafel II, Fig. 7). Beim Verteidigen des Futters am 54. Tag können schon ernste Kämpfe daraus werden, wenn Angreifer und Verteidiger gegenseitig Bauch an Bauch liegen, mit den Pfoten schlagen, sich mit den Pfoten gegenseitig heranzuziehen versuchen, um den Gegner besser ‚bearbeiten‘ zu können.

Dieser Höhepunkt des spielerischen Balgens hält einige Wochen an, um dann nur langsam abzuklingen und immer mehr durch spielerische Handlungen des Beutefangs ersetzt zu werden, die allerdings meist auch wieder in Balgereien enden. Als Beginn längerer Balgereien und während diesen wird oft versucht, ein Jungtier von einem erhöhten Punkt herabzuzerren, den es zu verteidigen sucht, oder den es gerade erklettern will („king of the castle“-Spiel) (Tafel II, Fig. 7).

²⁸⁾ Dies meint wohl auch die Beobachtung F e l l n e r s : „Am 21. Tag balgen sich die Jungen in der Wurfkiste“.



Sich-Balgen der Jungen:

Abb. 37: Frontalangriff eines Jungen auf ein anderes; beachte den steil hochgestellten Schwanz beim Angriff! (Alter: 77 Tage).

Abb. 38: Balgerei zweier Jungen mit gegenseitigem Überrollen (Alter: 87 Tage).

Abb. 39: Balgerei zweier Jungen im Alter von 106 Tagen; Verteidigungsstellung Rückenlage.

Auch mit 15 Wochen sind noch lebhaftes Balgieren zu verzeichnen, aber zu diesem Zeitpunkt eigentlich nur, wie oben erwähnt, im Anschluß an ein im Beutefangspiel ausgeführtes Anspringen oder Herabzerren von erhöhten Punkten. Das reine Sich-Balgen der Jungen leitet über in das Kampfverhalten der Adulttiere.

Beutefanghandlungen:

Ein gezieltes Springen nach bewegten Objekten, das die Einleitung der Entwicklung der Beutefanghandlungen darstellt, wird zum erstenmal am 36. Tag vermerkt, als ein Junges nach dem Schwanzende der Mutter springt. Ab dem 50. Tag springen die Jungen sich regelmäßig gegenseitig an; dabei beißen sie auch schon in schwacher Intensität in das lose Nackenfell des Opfers (Entwicklung des Tötungsbisses, im Spiel gehemmt).

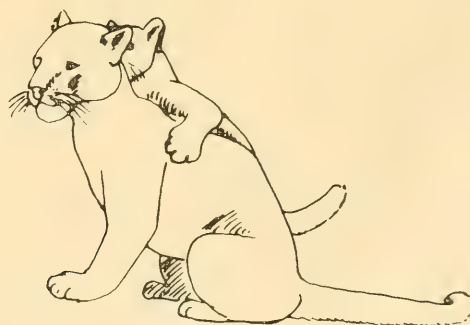
In der Zeit um 87 Tage sind alle zum Beutefang gehörigen Bewegungsweisen voll ausgereift. Die Jungen springen sowohl vom Boden aus wie auch aus der Überhöhung von der Kiste oder einem unteren Ast des Kletterbaumes auf andere Junge oder auf die Mutter (Abb. 40 und 41). Besonders bei Sprüngen auf letztere als großes Beuteobjekt ist die Bewegungskoordination beim Beutefang gut zu verfolgen (Abb. 41—43).

Der Ansprung erfolgt seitlich von hinten, oder, seltener, direkt von der Seite (Abb. 41), die eine Vorderpranke greift über die Schulter hinaus, die andere stemmt sich unten gegen die Körperseite, die Hinterbeine fassen dabei Halt auf dem Boden. Durch die Wucht dieses Anpralls, besonders der Vorderpranke an die untere Körperseite des Opfers, in Verbindung mit dem gleichzeitigen, durch das Zurückfallen des Angreifers auf die Hinterfüße verstärkten Zug der Pranke über der Schulter des Opfers wird dieses auf die Seite des Angreifers hin umgerissen, wobei ein mit den Hinterbeinen dann erfolgender Seitschwung und Anstemmen dieser gegen die Seite oder den Rücken des Opfers dieses Fallen weiter unterstützt.

In gleicher Weise beschreibt Leyhausen (1956 a) den Vorgang des Beuteschlagens für den Löwen und die Hauskatze. Im Moment des Zufas-

Beutefangspiel:

- Abb. 40: (links oben): Ansprung eines 106 Tage alten Jungen vom Baum herunter auf die Mutter als „Opfer“.
- Abb. 41: Weiter Ansprung auf das Muttertier als „Opfer“, ohne Fußfassen auf dem Boden (Alter: 87 Tage).
- Abb. 42: (unten rechts): Kurz nach dem Ansprung auf die Mutter: Hinterbeine auf dem Boden, linke Vorderpfote greift über die Schulter des „Opfers“, Versuch, dieses unter Ausnutzung der Gewalt des Ansprungs nach rechts umzureißen (Alter des Jungen: 106 Tage).
- Abb. 43: (unten links): Kurz nach dem Ansprung direkt von der Seite; rechte Vorderpfote greift über die Schulter, dahinter spielerischer Biß, Hinterbeine fassen gerade Boden; durch die Wucht des Ansprungs knickt das „Opfer“ hinten ein (Alter des Jungen: 87 Tage).



sens der Vorderpranke über der Schulter erfolgt auch der Genickbiß dicht bei der fassenden Pranke, der auch im Spiel meist in Andeutung oder abgeschwächt, ohne wirklich festes Zubeißen der Kiefer bzw. mit Biß in das lose Nackenfell des Angegriffenen ausgeführt wird.

Allerdings gelingt es den Jungen dabei nur selten, die Mutter bei ihren Angriffen wirklich ganz umzuwerfen, da sie im Verhältnis noch zu schwer und meist auch auf die Ansprünge vorbereitet ist. Meist wird sie bei diesen Angriffen nur zu Boden gedrückt, oder knickt vorne oder hinten in den Beinen ein und wird dabei halb auf die Seite gezerrt.

Flucht- und Verfolgungsspiele:

Flucht- und Verfolgungsspiele entwickeln sich allmählich aus den Balgereien der Jungen, sowie aus dem gegenseitigen Belauern und Anspringen. Eines der Jungen läuft dabei rasch weg, während es von einem anderen verfolgt wird. Am Ende folgt dann meist wieder eine Balgerei. Mit größter Intensität werden diese Spiele nach etwa 11 Wochen ausgeführt.

Alleinspiele:

Als Alleinspiele können Sprungspiele und Spiele mit Gegenständen, die z. T. zu den Beutefangspielen überleiten, unterschieden werden. Bei den Sprungspielen kommen seltener ungerichtete Hochsprünge, häufiger Sprünge nach tief hängenden Zweigen und Ästen vor (Tafel II, Fig. 8), und zwar beginnt diese Art des Spieles in der 7. Woche (3. Wurf 1965: Ansätze dazu am 42. Tag), um etwa ab dem 50. Tag recht häufig zu sein. Das Junge hängt sich beim Sprung nach einem Zweig, wenn es diesen erreicht hat, meist kurz daran, versucht ihn herunter zu ziehen und läßt sich dann wieder zurückfallen. Später wird auch versucht, untere Zweige abzureißen, was im Zusammenhang mit der zweiten Art des Alleinspiels steht.

Zweige spielen nämlich auch die Hauptrolle im Spiel mit Gegenständen. Diese Form des Alleinspiels entwickelt sich in der 6. Woche und wird mit 41 Tagen zum erstenmal über längere Zeit beobachtet. Das Junge nimmt dabei einen auf dem Boden liegenden Zweig in den Mund, kaut etwas darauf herum und schiebt ihn hin und her.

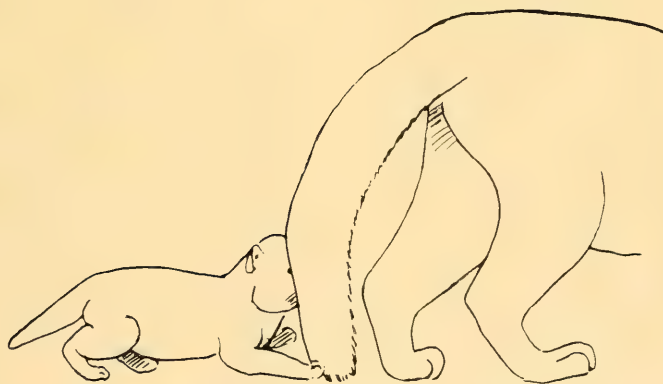
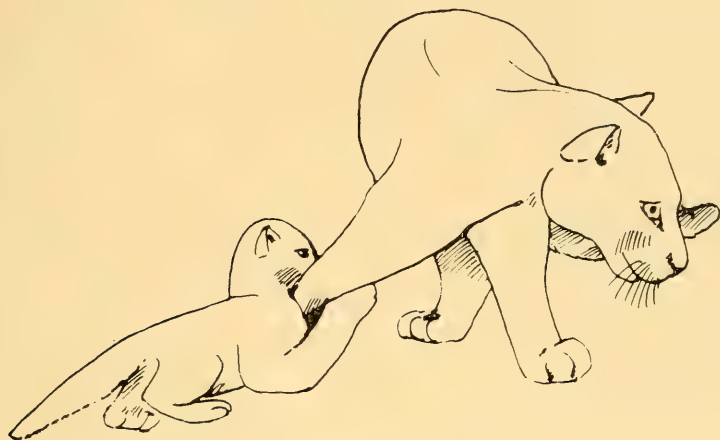
Die jeweilige Dauer und Intensität solchen Alleinspiels nimmt in den folgenden Wochen zu. Voll entwickelt scheint es mit 50 Tagen (Tafel III, Fig 1). Mit 77 Tagen wird auf Zweigen energisch herumgebissen und an ihnen gezerrt und gerissen. Kleinere Seitenzweige werden abgerissen, die Zweige weggetragen, größere wegzutragen versucht.²⁹⁾

Spiele mit Körperteilen der Mutter:

Körperteile der Mutter, Schwanz und Beine, werden früh in das Spiel der Jungen einbezogen, als verschieden rasch bewegte Objekte, zu Beginn

²⁹⁾ Fellner beschreibt für das Alter von knapp 6 Wochen auch ein Alleinspiel mit einem Stein: „So balanciert ein Junges auf einem großen Stein, versucht dann, hineinzubeißen, krallt sich, auf der Seite liegend, mit allen Vieren an den Stein an und behandelt ihn wie Beute.“

der Entwicklung der Beutefangspiele. Zum erstenmal wird ein Sprung nach dem Schwanzende der Mutter am 36. Tag registriert (Abb. 45), am gleichen Tag auch ein Festhalten und Spielen mit Beinen der Mutter (Abb. 44).



Spiel mit Körperteilen der Mutter:

Abb. 44: Festhalten eines Beines (Alter des Jungen: 36 Tage).

Abb. 45: Festhalteversuch nach einem Sprung nach dem Schwanz des Muttertieres (Alter des Jungen: 36 Tage).

Ihren Höhepunkt hat diese Spielentwicklung um den 50. Tag erreicht (Tafel III, Fig. 2). Die Beine der Mutter werden angegriffen und, meist mit den Pfoten, festzuhalten versucht. Der Schwanz wird dagegen sowohl mit den Pfoten wie mit dem Gebiß gehalten. In den darauf folgenden 3—4 Wochen klingt diese Art des Spiels wieder ab, um mit etwa 12 Wochen ganz dem ausgeprägten Beutefangspiel Platz gemacht zu haben, das auf den ganzen Körper der Mutter, nicht nur auf Teile bezogen ist.

5. Fressen

In den ersten Wochen besteht die Ernährung der Jungen ausschließlich, später, nach Übergang zu fester Nahrung, in allmählich kleiner werdendem Teil aus der Milch der Mutter. Die Dauer und Häufigkeit des Saugens konnte nicht regelmäßig registriert werden, da es gewöhnlich im Dunkel der Kiste stattfand und daher nicht genau kontrollierbar war. Nach Durchbruch von Zähnen der 1. Dentition erwacht in der 6. Woche das Interesse am Futterfleisch der Mutter.³⁰⁾

Wie die Zähne auch an Zweigen spielerisch benützt werden, so wird zu dieser Zeit auch an dem Fleisch bereits etwas herumgezerrt, geknautscht und geleckt, manchmal auch schon sehr kleine Stücke gefressen. Etwas später entwickelt sich das richtige seitliche Kauen. Mit 50 Tagen ist das Interesse am Fleisch immer noch nicht besonders stark; die Mutter bringt es aber auch bald durch Sprung auf die Kiste vor den Jungen in Sicherheit. Mit 54 Tagen ist dann das Verhaltensinventar des Fressens fertig ausgebildet.

Das Fleisch wird sowohl (zuerst) mit der Zunge abgeraspelt als auch Stücke davon abgerissen und seitlich gekaut werden. Dabei werden oft kleine Fleischfetzen, die stärkeren Widerstand bieten, durch Fassen mit dem Gebiß und Hochrucken des Kopfes abgerissen (= Zerreißhandlung). Das Hauptstück kann dabei mit einer Pfote am Boden festgehalten werden.

Zu dieser Zeit kann auch der Futterneid (Beuteneid) beim Fressen schon voll zum Durchbruch kommen. An einem Fleischstück zerren manchmal zwei Jungen gleichzeitig; auch versucht das männliche Junge Fleisch der Mutter, das diese wegtragen will, aus den Zähnen zu ziehen, hängt sich daran fest und wird so mitgeschleppt, bis es schließlich doch losläßt.

Fleischstücke werden von den Jungen, hauptsächlich wieder vom ♂, gegeneinander, von diesem auch gegen die Mutter mehr oder weniger heftig mit Pfotenschlägen verteidigt und durch Darüberlegen einer Pfote geschützt. Dabei brechen häufig Streitereien der Jungen untereinander aus, die teilweise durch Eingreifen der Mutter gestört werden. Verschiedentlich fressen aber auch alle drei Jungen gleichzeitig an einem Fleischstück.

Mit 7 Wochen wird auch Flüssigkeit aus einem Napf getrunken³¹⁾. Wann dies den Jungen zum erstenmal möglich war, war nicht zu ermitteln.

³⁰⁾ Fellner: „Im Alter von 6 Wochen zeigt sich bei den Jungen das erste Interesse an fester Nahrung.“

³¹⁾ Fellner beobachtete dies erst nach 10 Wochen.

6. Körperpflege

Die verschiedenen Handlungen der Körperpflege reifen nicht gleichzeitig, sondern treten in verschieden großen Zeitabständen nacheinander auf. Am 24. Tag soll eines der Jungen kurz mit einer Pfote über den Kopf gewischt haben (keine eigene Beobachtung, daher unsicher). Nach Beobachtungen am 3. Wurf (1965) ist um den 30. Tag einfaches Kopfschütteln (Abschütteln) entwickelt. Mit 41 Tagen werden im Liegen, z. Z. in Seitlage, die Vorderpfoten lange beleckt; sonst werden in diesem Alter noch keine Fellpflegehandlungen beobachtet³²⁾. Das Belecken der Vorderpfoten kann auch im Stehen geschehen, dabei jedoch noch mit ersichtlicher Unsicherheit. Auch am 50. und 54. Tag wird nur diese Putzhandlung angewandt. Nach dem Fressen wird noch keine Fell- oder auch nur Vorderpfotenpflege getrieben, wie es in dieser Phase bei Erwachsenen regelmäßig geschieht.

In den folgenden drei Wochen reifen dann auch langsam die übrigen Fellpflegehandlungen. Mit 77 Tagen ist bei einem der Jungen das dazugehörige Verhaltensinventar ausgebildet; außer den Vorderpfoten werden jetzt die Hinterschenkel und die Flanken sorgfältig beleckt und mit der Pfote gekratzt. Bei dem kleinsten der Jungen sind zu diesem Termin diese Handlungen dagegen noch etwas unsicher; es kann beim Belecken des hinteren Flankenteiles und der Oberschenkel noch nicht ganz das Gleichgewicht halten und fällt daher meist auf den Rücken.

Mit 13 Wochen werden alle Körperpflegehandlungen vollkommen sicher ausgeführt. Ein Abschütteln naß gewordener Pfoten wird allerdings erst mit 17 Wochen beobachtet, trat aber sicher sehr viel früher auf, wenn es auch vorher, wohl mangels Vorbedingungen (starke Benässung der Pfoten, nicht nur der Ballen wie regelmäßig nach dem Käfigwechsel beim Reinigen) nicht festgestellt werden konnte.

7. Schlafstellungen

Das erste Auftreten der verschiedenen Ruhestellungen erwachsener Nebelparder konnte nicht verfolgt werden, da die Jungen in den ersten Wochen nur im Dunkel der Kiste — meist in halber Seitlage — schliefen. Sie lagen dabei meist eng aneinander.

Nach 6 Wochen werden die Schlafstellungen adulter Tiere alle eingenommen (gestreckte Seitlage, Halb-, Dreiviertelkreislage u. a.). Nach vorne und hinten Durchstrecken und Dehnen, mit Gähnen verbunden, nach Aufwachen aus dem Schlaf, wird zum erstenmal am 77. Tag beobachtet (Abb. 46).

³²⁾ Fellner: „Mit 6 Wochen beginnen die Jungen, sich selbst zu putzen und zu kratzen.“



Abb. 46: Durchstrecken nach dem Schlaf (77 Tage alt).

Abb. 47: Harn-(Kot-)stellung (36 Tage alt).

8.. K o t e n u n d H a r n e n

Am 33. Tag wird beobachtet, wie eines der Jungen Scharrbewegungen an einer Harnlache mit den Hinterpfoten macht. Das Harnen selbst wurde jedoch in diesem Moment nicht beobachtet, so daß es nicht voll sicher ist, ob die Harnlache tatsächlich von diesem Jungen selbst stammte, was an sich aber zu erwarten ist. Die felidentypische Harn- und Kotstellung wird zum erstenmal am 36. Tag sicher registriert (Abb. 47); wann sie zum erstenmal auftrat, konnte nicht ermittelt werden.

9. L a u t ä u ß e r u n g e n

Schon sofort nach der Geburt sind die Jungen stimmlich aktiv. Ihre häufig zu vernehmende Stimme ist hell und laut, ein an Vogelstimmen erinnerndes Piepsen,³³⁾ als Ausdruck des Hungers oder Unbehagens. So werden diese Laute am 18. Tag auch von einem von der Mutter kurz außerhalb der Nestkiste abgelegten Jungen geäußert. Die Mutter wird dadurch veranlaßt, das Junge wieder aufzunehmen und in die Kiste zurückzutragen, oft allerdings erst nach mehreren Schreien. Auch als Stimmföhlungs-laute mit der Mutter werden diese hellen Rufe angewandt, was erstmals am 27. Tag festgestellt wurde.

In den folgenden Wochen nimmt die Häufigkeit dieser piepsenden Laute ab, bis die Jungen mit Ausnahme von Kampf-lauten stimmlich nur wenig aktiv sind, wie auch von adulten Nebelpardern nur selten Lautäußerungen zu hören sind.

Ein leises Fauchen in Abwehr wird erstmals am 27. Tag vernommen; davor war jedoch keine Gelegenheit einer Überprüfung in dieser Hinsicht, so daß über das Erstauftreten des Fauchens keine Aussage zu machen ist.³⁴⁾

³³⁾ F e l l n e r : feines Fiepen.

³⁴⁾ N a c h F e l l n e r schon am 14. Tag vorhanden.

Das Prusten ist bei den Jungen häufiger als normalerweise bei den Erwachsenen. Eventuelle andere leise Lautgebungen, wie z. B. Schnurren oder leises Mauzen, konnten infolge der sehr starken Tonabschwächung durch die Sichtscheibe vor dem Käfig, wenn gleichzeitig damit das Verhalten der Jungen beobachtet werden sollte, nicht registriert werden.

10. Andere Verhaltensweisen

Bei einem am 18. Tag dicht an der Trennscheibe von der Mutter abgelegten Jungen wird ein auffallendes, häufiges, seitwärts gerichtetes Schwanzzucken beobachtet. Später wird diese Bewegung nicht mehr vermerkt.

11. Beziehungen der Jungen zum Nestplatz

Ab der Zeit zwischen dem 18. und 20. Lebenstag, wo die Jungen wenigstens kurze Zeit schon selbständig im Käfig herumlaufen oder kriechen können, ohne sofort von der Mutter wieder in die Wurfkiste zurückgebracht zu werden, macht sich bis in die 6. Woche hinein bei den Jungen das deutliche Bestreben bemerkbar, stets möglichst in Nähe der Nestkiste zu bleiben.

Schon am 22. Tag wird beobachtet, wie die Jungen meist in Richtung der Kiste gehen und krabbeln, manchmal auch direkt in sie hinein. Auch am 36. Tag sind die Ausflüge noch von kurzer Dauer und enden meist durch selbständiges Aufsuchen des Nestplatzes in der Kiste. Später zeigt sich dann diese unmittelbare Bindung nicht mehr ganz so deutlich, da die Jungen meist schon längere Zeit im Käfig oder an der Kiste, teilweise auch in der Kiste herumspielen; bei der geringsten Beunruhigung oder zum längeren Ruhen oder Schlafen wird aber stets weiterhin der Nestplatz aufgesucht.

Erst nach 10—11 Wochen kommt zeitweiliges Ruhen und Schlafen auch außerhalb vor, nach 11 Wochen auch auf der Kiste, aber vorerst nur für kurze Zeit, erst später dann länger.³⁵⁾ Ab dieser Zeit wird auch in erhöhtem Maße Einzelruhe durchgeführt, während die Jungen in den ersten Wochen stets mehr oder weniger eng beisammen schlafen. Der Zusammenhalt der Jungen geht jedoch auch nach einem halben Jahr nicht verloren, es kommt immer wieder vor, daß zwei eng beisammen ruhen und schlafen und sich gegenseitig belecken.

³⁵⁾ Fellner: „Mit 11 Wochen wird die Schlafgemeinschaft in der Wurfkiste schon merklich aufgelockert. Alte und Junge schlafen gelegentlich draußen auf dem Baum-
podest, auf der Kiste.“

12. Vergleich der Jugendentwicklung des Nebelparders mit der anderer Feliden

Genaue Angaben über die Verhaltensentwicklung fehlen noch für die meisten wildlebenden Feliden und sind auch für die Hauskatze noch recht lückenhaft. Vollständig liegen sie nur für die Wildkatze (*Felis silvestris*) (Lindemann & Rieck 1953, Lindemann 1955) und für den Luchs (*Lynx lynx*) (Lindemann 1953) vor. Von den Pantherkatzen gibt es eine größere Zahl von Angaben nur für den Löwen (Adamsen 1960 und 1962, Cooper 1942, Forbes 1963) und den Tiger (Steinmann 1958), die aber bei weitem noch nicht vollständig sind.

Die Daten, die wir hier für den Nebelparder gewonnen haben, seien also zunächst tabellarisch denjenigen von Luchs und Wildkatze gegenüber gestellt, um einen Überblick über eventuell verschiedene relative Entwicklungsgeschwindigkeit einiger Merkmale zu erhalten (Tabelle 1).

Tabelle 1: Vergleich der Jugendentwicklung von Nebelparder, Luchs und Wildkatze.

	Neofelis nebulosa		Felis silvestris		Lynx lynx	
Bewegung:	erstmalig	ausgereift	erstmalig	ausgereift	erstmalig	ausgereift
Koordiniertes Gehen (A)	19—20	58—64	16—20	35—40	25—28	45—48
Springen (B)	32—33	80—87	21—25	56—60	30—32	60—65
Klettern (C)	30—31	77—85	16—20	51—55	30—32	65—70
Spiele, Angriffs- u. Abwehrhandlungen:						
Abwehr in Rückenlage (D)	33	—	30	50—60	50—60	70—90
		Höhepunkt		Höhepunkt		Höhepunkt
Sich-Balgen (E)	30—33	50—80	20—21	50—60	25—30	70—90
Flucht- und Verfolgungsspiel	—	70 - nach 100	32—33	nach 100	50—60	nach 270
Alleinspiel, Sprünge (F)	42—50	50—60	35	50—55	30—35	50—60
Alleinspiel mit Gegenständen (G)	38—40	50—80	30—32	40—60	35—40	50
Spiel mit Körperteilen der Mutter (H)	36	50	35—40	40—50	25—30	40—50
Beutefanghandlungen (J)	50	ausgereift	40	ausgereift	40	ausgereift
Aufnahme fester Nahrung (K)	etwa 40	—	33	—	30	—
Seitliches Kauen	—	54	37	41	32—33	42

Bewegung:	Neofelis nebulosa		Felis silvestris		Lynx lynx	
	erst-malig	ausgereift	erst-malig	ausgereift	erst-malig	ausgereift
Körperpflege u. a.:						
Sich-Durchstrecken						
nach Schlaf	—	(77)	22	35	25	48
Hinterpfotenauswischen beim Urinieren (bzw. Zuscharren bei Felis/Lynx) (L)	33	—	31—35	121—130	28—30	170—180
Belecken der Vorderpfoten (M)	40—41	50	26	—	30	—
Belecken der Flanken u. Hinterschenkel (N)	75—77	90	30—35	50	35—37	60—65
Zischen und Fauchen	—	27	10	21	17	28

(Daten für Luchs und Wildkatze nach Lindemann & Rieck 1953 und Lindemann 1955)

Die Verbindung der Daten des Erstauftretens (Mittelwerte) einiger dieser Verhaltensweisen (durch in der Kurvendarstellung benutzte Großbuchstaben in Klammern in Tabelle 1 gekennzeichnet) zu einer Kurve (Abb. 48) zeigt, daß bei den drei Arten in großen Zügen die erste Jugendentwicklung ähnlich verläuft. Durch verschieden starke Entwicklungsbeschleunigung einzelner Merkmale entstehen kleine Verschiebungen, die Kurven verlaufen dadurch oft nicht parallel. Dem ist jedoch keine besondere Bedeutung beizumessen, da die wenigen für die Hauskatze vorliegenden Daten (Adams 1929, Haltenorth 1957, Weiss 1952 und eigene Vergleiche) auch von Wild- zu Hauskatze bereits gleichartige Verschiebungen zeigen. Die Entwicklung der Hauskatze zeigt eine Acceleration, eine Vorverschiebung von meist etwa 10 Tagen gegenüber der europäischen Form ihrer Stammart, der Wildkatze; dies ist wohl als domestikationsbedingt aufzufassen (auch Änderungen von Verhaltensweisen sind bei der Hauskatze durch die Domestikation möglich / Leyhausen 1962). Die drei hier verglichenen Wildarten — Nebelparder, Luchs und Wildkatze — lassen in der Kurve ebenfalls untereinander ziemlich durchgehende Zeitverschiebungen erkennen.

Deutlich wird dies vor allem, wenn aus den in der Kurve zur Verwendung gekommenen Daten des Erstauftretens von Verhaltensweisen ein Gesamtmittelwert errechnet wird, der wohl keinen bestimmten Entwicklungsstand zum entsprechenden Zeitpunkt darstellt, aber die relative Beschleunigung oder Entwicklungsverzögerung der Arten zueinander gut charakterisiert. Dabei werden die Daten, die bei einer der drei Arten auffallend starke Divergenz gegenüber den anderen zeigen, wie D (Luchs!), M und N (Nebelparder!) nicht berücksichtigt. Es ergeben sich so folgende Werte:

Wildkatze: 29 Luchs: 31,5 Nebelparder: 36

Die mittlere Verzögerung von der Wildkatze zum Luchs beträgt 2,5 Tage, von diesem zum Nebelparder 4,5 Tage, von der Wildkatze zum Nebelparder 7 Tage.

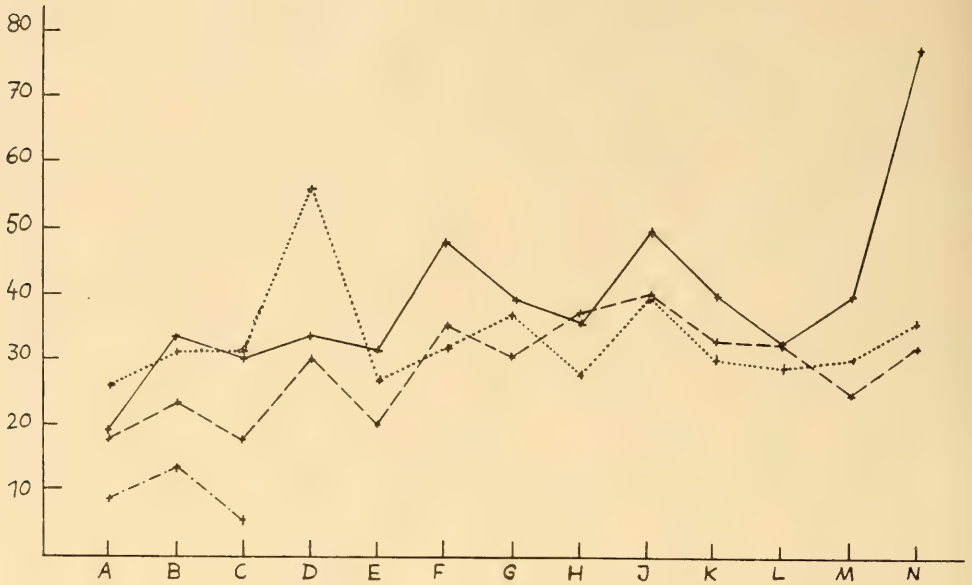


Abb. 48: Kurvendarstellung zum Vergleich der Verhaltensentwicklung von Nebelparder, Luchs und Wildkatze (und z. T. Hauskatze). Nähere Erläuterung im Text.

— = *Neofelis nebulosa*
 - - - = *Felis silvestris*
 = *Lynx lynx*
 [- - - -] = *Felis catus*

Davon weicht der Nebelparder in den beiden nicht eingeschlossenen Daten von M und N, besonders von ersterem, ganz stark ab (um rund 40 Tage gegenüber den beiden anderen Arten). Es handelt sich dabei um die Entwicklung der Fellpflegehandlungen. Der obige Befund, daß die Fellpflege beim adulten Nebelparder etwas weniger intensiv ist als bei den *Felinae* sensu stricto, scheint sich mit dieser Entwicklungsverzögerung *Felis* und *Lynx* gegenüber zu decken bzw. in ursächlichem Zusammenhang zu stehen, so daß die nur schwer faßbare Feststellung relativer Fellpflegeintensität durch die Untersuchung der Jugendentwicklung leichter zugänglich erscheint. Für die *Pantherinae*, die noch etwas schwächere Fellpflege treiben, wäre dann eine noch stärkere relative Verzögerung im ersten Auftreten dieser Verhaltensweisen zu erwarten.

Gleichermaßen wie für das Erstauftreten verschiedener Merkmale wird auch für die Daten des Ausreifens bzw. Höhepunkts ((Spielhandlungen!)) dieser Merkmale (ohne D, J, K, L, M, N) ein Gesamtmittelwert errechnet, der wiederum einen besseren Vergleich zuläßt. Es resultieren dabei folgende Werte:

Wildkatze: 50

Luchs: 58

Nebelparder: 66

Der Abstand von Wildkatze zu Luchs beträgt 8 Tage, von diesem zum Nebelparder ebenfalls 8 Tage, von der Wildkatze zum Nebelparder ebenfalls 8 Tage, von der Wildkatze zum Nebelparder 16 Tage. Die Entwicklungsspanne (dieser Zahlenwert minus Wert für Erstaufreten) beträgt:

Wildkatze: 21 Luchs: 26,5 Nebelparder: 30

Da Luchs und Wildkatze im allgemeinen sehr ähnliche Jugendentwicklung durchmachen und sich verwandtschaftlich untereinander näher stehen als der Nebelparder einer der beiden Arten, kann die Verzögerung der Entwicklung um 2,5 Tage zu Beginn und um weitere 5,5 Tage während der Entwicklungsspanne von Wildkatze zu Luchs als einfache Funktion der absoluten Größe der beiden Arten aufgefaßt werden, die etwas längere Wachstumszeit und Jugendentwicklung für den Luchs bedingt, der annähernd doppelt so groß und schwer wie die Wildkatze ist.

Diese geringe Entwicklungsverlängerung setzt erst etwa nach dem Termin des Augenöffnens ein, da dieser für alle Feliden, soweit bekannt, auch für solche der unterschiedlichsten Größe und Entwicklungsdauer, entweder im gleichen Bereich liegt oder sogar bei sehr großen Arten (Löwe) mit langer Tragzeit im Durchschnitt früher fällt als bei den kleinen (vgl. dazu Tab. 2)³⁶⁾

Tabelle 2: Termine des Augenöffnens bei verschiedenen Feliden

Art	Autor	Tag des Augenöffnens	Besondere Bemerkungen
Gepard	Encke 1963	8	2 Jungen
Luchs	Haltenorth in Vanden Brink 1957	16—17	—
Wildkatze	„	10—12	—
„	Haltenorth 1957	9—11 (meist 10)	—
„	Lindemann & Rieck 1953	11—12	4 Jungen
Leopard	Weigel & Zukowsky 1962	0—9	—
„	Crandall 1964	6	—
Jaguar	„	13	—
Tiger	Steinemann 1959	1—5 10—15	verschiedene Daten bei zwei Würfen
„	Crandall 1964	9—17	meist öffnet sich das zweite Auge erst einen Tag nach dem ersten

³⁶⁾ Tragzeit des Nebelparders nach den verschiedenen Würfen im Frankfurter Zoo 86—92 Tage (Petzsch, H.: Die Katzen. Urania-Verlag, 1968).

Art	Autor	Tag des Augenöffnens	Besondere Bemerkungen
Löwe	Cooper 1942	0—3—(mehr)	abhängig von Tragzeit; bei normaler Tragzeit von 110 Tagen Augenöffnen nach 3 Tagen, bei kürzerer Tragzeit später
„	Guggisberg 1960	0—6	im Zoo Dublin 1913 2 ♂♂ und 2 ♀♀ nach 104 Tagen Tragzeit mit offenen Augen; 1 ♂ und 1 ♀ 1 Tag nach Geburt Augen offen, Tragzeit 102 Tage. Im Zoo Pretoria einmal erst am 6. Tag Augenöffnen.
„	Crandall 1964	5—6	bei 2 ♀♀: ein Auge am 5., das andere erst am 6. Tag geöffnet.
Irbis	Juncys 1964	7	2 Jungen
Nebelparder	diese Arbeit	in der Zeit zwischen dem 2. und 11. Tag, wohl etwa 9—10	zwischen 2. und 11. Tag keine Beobachtung der Jungen, daher genauer Termin unbekannt.

Während der Nebelparder also in diesen Daten etwa mit der Wildkatze zusammenfallen dürfte, zeigte er in seiner weiteren Jugendentwicklung, wie aus den oben gebrachten Zahlenwerten bereits ersichtlich wurde, starke Abweichung. Eine Verlängerung der Entwicklung gegenüber der kleinen Wildkatze ist nach dem für den Luchs Gesagten zu erwarten, und zwar zeitlich etwa gleich wie für letzteren, da der Nebelparder in Körperlänge und Gewicht im Mittel ziemlich dem Luchs entspricht.

Sowohl der Wert für das Erstauftreten der geprüften Verhaltensmerkmale fällt jedoch nicht mit dem des Luchses etwa zusammen, sondern 4,5 Tage später, wie auch der Wert für Ausreifen bzw. Höhepunkt den des Luchses um 8 Tage übertrifft, d. h., die Entwicklungsspanne beträgt für den Nebelparder 3,5 Tage mehr als für den etwa gleich großen Luchs.

Diese Spanne ist allerdings zu gering, um an Hand der wenigen für Luchs und Nebelparder auf die Jugendentwicklung hin überprüften Exemplare und unter Berücksichtigung der nur ungenauen Feststellbarkeit des Höhepunkts oder Ausreifens von Handlungen gegenüber ihrem Erstauftreten irgendwelche Theorien begründen zu können. Es kann lediglich festgestellt werden, daß sich eine Verlängerung der Jugendzeit beim Nebelparder schon bemerkbar zu machen scheint, die in der Gattung *Panthera* deutlich ist.

So fällt, nach den wenigen Angaben, die für den Löwen (Adamson 1960 und 1962, Cooper 1942) und den Tiger (Steinemann 1958) erhältlich sind, deren entsprechendes Verhaltensmerkmal-Erstauftreten in der Jugendentwicklung etwa in die gleiche Zeit wie bei den hier verglichenen Arten. Ihre Jugendentwicklung im Gesamten ist diesen gegenüber aber außerordentlich stark ausgedehnt, stärker, als es die relative Größe im

Verhältnis zu *Felis* und *Lynx* erwarten ließe. Diese starke Entwicklungsverlängerung, besonders der Spielzeit, dürfte in direktem Zusammenhang mit der Entwicklungshöhe der Pantherkatzen stehen.

Aus der Beobachtung der Jugendentwicklung des Nebelparders ergeben sich noch einige Punkte, die für die Kenntnis des Verhaltens der Feliden allgemein von Interesse sind und Leyhausen (1956 a) Ausführungen ergänzen können:

Zum Angriff auf die Beute schreibt Leyhausen: „Ebenso flach über den Boden, von unten her geht die Katze auch ihre Beute an, wenn sie von einem erhöhten Punkt herab angreift: Sie springt niemals von oben direkt auf das Beutetier, dessen weicher, beweglicher und unberechenbar nachgiebiger Körper ja sowieso ein schlechter Landeplatz wäre, sondern immer kurz vor diesem auf den Boden und erst von dort aus auf die Beute. Auch beim Beutespiel junger Katzen kann man dies ausnahmslos beobachten.“

Daß dies für den Nebelparder jedoch nicht zutrifft, wurde aus der Beschreibung der Beutefanghandlung der Jungen ersichtlich. Aus der Überhöhung heraus springen sie ohne vorheriges Aufsetzen auf den Boden direkt die Beute an und können infolge ihrer großen Wendigkeit damit entgegen der Ansicht Leyhausens durchaus den gleichen Erfolg zeitigen wie beim Angriff vom Boden aus mit vorher erzielter Standfestigkeit, die in diesem Fall, wie wir sahen, sofort auf den Ansprung hin — aber nach ihm! — mit den Hinterbeinen gewonnen wird.

Bei der Beschreibung des Fressens der Katzen erklärt Leyhausen, warum eine Katze „gern einer anderen die Beute vor der Nase wegschnappt, wenn diese das Beutetier einen Augenblick abgelegt hat“. Aber „selbst sehr ranghohe Katzen versuchen dagegen nie, einer anderen Katze die Beute aus den Zähnen zu reißen, wie es z. B. bei Genetten oft vorkommt“.

Nach den Beobachtungen des Verfassers kommt diese Verhaltensweise bei jungen Nebelpardern jedoch ebenfalls vor. Am 54. Lebenstag zerren nicht nur einigemal zwei Jungen in schwacher Intensität am gleichen Stück Fleisch nach verschiedenen Richtungen, sondern ein Junges versucht auch, der Mutter ein Fleischstück aus den Zähnen zu ziehen und hängt sich, als diese es wegträgt, fest daran, so daß es mitgeschleppt wird. Auch zwei 7 Wochen alte Fischkatzen (*Prionailurus viverrinus*) sah ich in gleicher Form gegeneinander an einem Fleischstück heftig zerren. Dieses „Tauziehverhalten“, das bei Genetten nach Leyhausen und eigenen Beobachtungen oft vorkommt, scheint somit in der Jugendentwicklung mancher Feliden noch aufzutreten, um erst später zu verschwinden.

Nach Leyhausen reißen *Felinae* nie durch Fassen mit den Vorderzähnen und Hochreißen des Kopfes kleine Fleischstücke ab. Dies kommt innerhalb der Feliden nur bei den *Pantherinae* vor. Typisch ist es dagegen für die Viverriden. Für den Nebelparder sahen wir, daß bei dieser Art jene Zerreißhandlung ebenfalls vorkommt. Immerhin bildet er aber als Feline einen Übergang zu den Pantherinen, so daß dies noch nicht Leyhausens

Auffassung zu widersprechen bräuchte. Auch bei jungen Nebelpardern ist die Zerreißhandlung häufig. GleichermäÙen beobachtete ich sie jedoch auch bei jungen Fischkatzen im Alter von 7 Wochen, wobei das gleiche gelten dürfte, was bereits oben für das Tauziehverhalten gesagt wurde.

V. Zur Mimik des Nebelparders

Veränderungen der äußeren und inneren Erregungssituation rufen bei den Feliden ziemlich ausgeprägte Ausdrucksformen hervor, die bei den *Felinae* weniger, bei den *Pantherinae* stärker differenziert sind und besonders beim Löwen eine reiche Ausdrucksskala ermöglichen. Die Differenzierungshöhe dieser Ausdrucksformen nimmt beim Nebelparder, wie wir es schon bei der Besprechung des Flehmens sahen, etwa eine Mittelstellung zwischen *Felinae* und *Pantherinae* ein.

Das Flehmen selbst wurde bereits dargestellt: Die Oberlippen werden hochgezogen, die Oberzähne dadurch z. T. entblößt, wobei sich bei starker Intensität die Oberlippen darüber in leichte Falten legen können. Der Mund steht halb geöffnet, die Zunge ist etwas hervorgestreckt und kann in der Spitze herunterhängen, die Augenlider werden halb geschlossen. Der Ausdruck entspricht dem, was Schneider (1932) allgemein über das Flehmen sagt:

„Flehrende Raubtiere sehen aus wie von ihrer Umgebung abgekehrt, richtungslos einem Erleben, einem inneren Zustand, der Nachwirkung eines Sinnesreizes hingeben; sie scheinen an sich zu halten und augenblicklich keinen Bezug mehr zum Gegenständlichen zu haben.“

Schneider stellt fest, daß bei der „Wutgebärde“, die normalerweise von Fauchen begleitet wird, die Lippen gleich wie beim Flehmen modelliert sind. Seine Beschreibung dieser Gebärde trifft auch für den Nebelparder zu:

„Das Maul wird wie zum Beißen weit aufgerissen, die Zunge bogenförmig zurückgezogen und ihre hinteren Seitenränder werden einander genähert, das Schnurrhaar gespreizt, das Auge dem Gegner zugewandt und geöffnet; das Ohr wird rückwärts angelegt.“

Dem Flehmen im Ausdruck ebenfalls sehr ähnlich, jedoch nicht länger ruhig anhaltend, sondern rasch vorübergehend, ist der Ausdruck der plötzlichen starken Überraschung und Erregung. Dieser Ausdruck, der hier zum ersten Male von einer Katze beschrieben wird, sei als „Überraschungsgbärde“ benannt. Der Mund ist dabei halb geöffnet, die Zunge bleibt darin, die Oberlippe ist leicht hochgezogen, die Schnurrhaare sind stärker als beim Flehmen abgespreizt, das Auge ist im Gegensatz zum Flehmen weit geöffnet, die Ohren bleiben wie beim Flehmen meist in Normalstellung. Diese Gebärde steht in ihrer Ausdruckserscheinung zwischen dem Flehmen und der Wutgebärde, wobei sich die letztere durch stärkeres Aufreißen des Mundes, stärkeres Hochziehen der Oberlippen, stärkeres Abspreizen

der Schnurrhaare, etwas geringeres Öffnen des Auges und Zurücklegen der Ohren gegenüber der Überraschungsgebärde auszeichnet.

Die Wutgebärde tritt beim Nebelparder in den gleichen verschiedenen Abstufungen, wie sie *Leyhausen* (1936 a) für die Hauskatze beschreibt, bei allen Auseinandersetzungen auf. Sie ist jedoch bei Spielkämpfen, z. B. Mutter mit älterem Jungen, dahingehend modifiziert, daß die Ohren mehr in Normalstellung bleiben, weniger stark bewegt und angelegt werden, obwohl das Maulaufreißen, Oberlippenhochziehen und Schnurrhaarabspreizen die volle Ausdrucksstärke der Wutgebärde zeigen. Die starke Ausdrucksfunktion der Ohren scheint demnach auf tatsächlichen Kampfausdruck (in Angst/Verteidigung, Drohen und Angriff) beschränkt.

Die von *Schneider* vom Löwen beschriebene „Verlegenheitsgebärde“ und „Wollustgebärde“ konnte ich beim Nebelparder nicht beobachten, was jedoch nicht ausschließt, daß dieser sie besitzt, da keines der von mir beobachteten Individuen in die entsprechende, vorauszusetzende Lage kam.

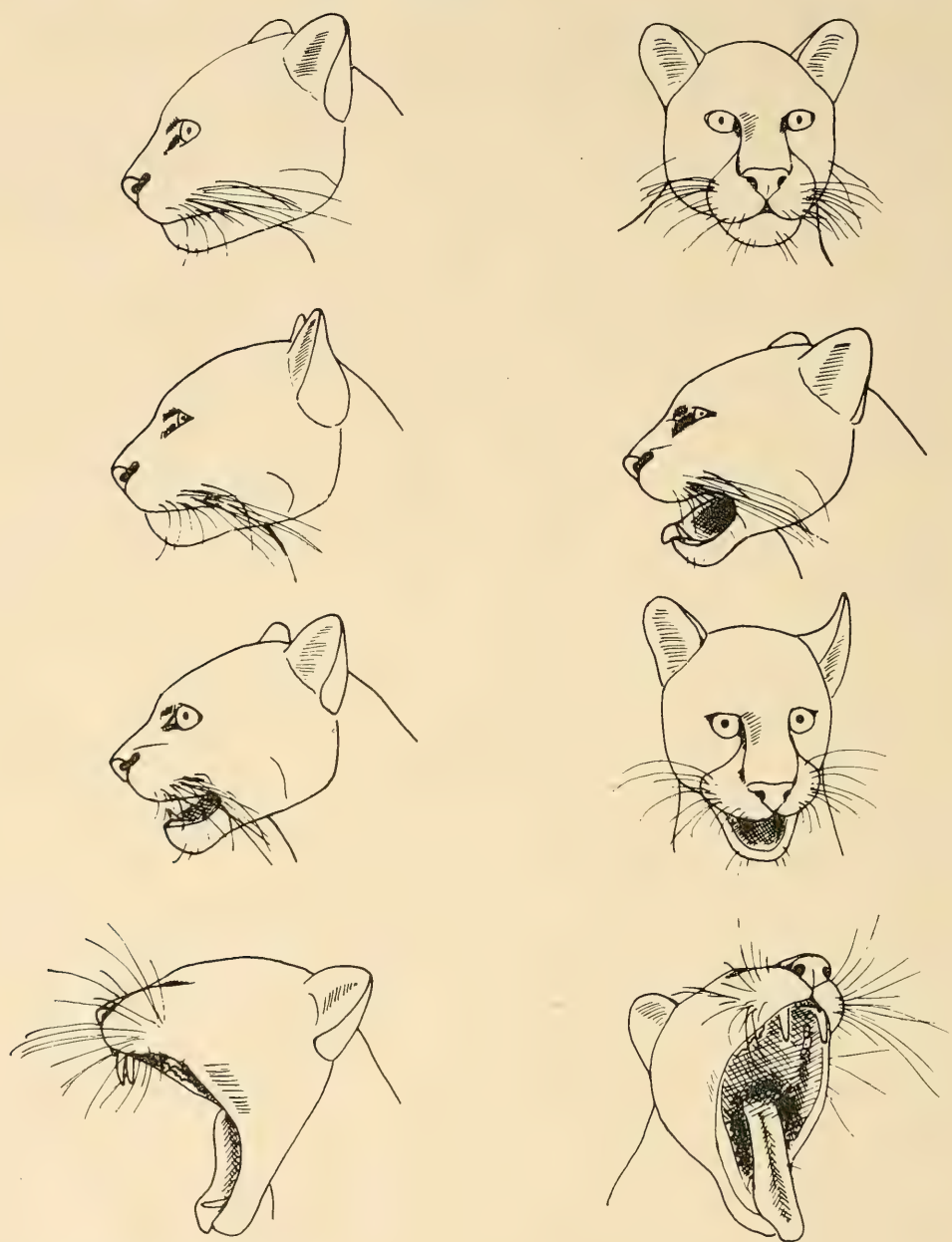
Das Gähnen hat mit den besprochenen Ausdrucksbewegungen das Hochziehen der Oberlippen und Entblößung der Oberkieferzähne gemein. Der Mund wird dabei in weiteste Stellung geöffnet, die Zunge steht hervor, die Ränder leicht nach oben gewölbt, die Augenlider sind einander angenähert oder die Augen auch ganz geschlossen, die Schnurrhaare nach vorne abgespreizt, die Ohren bleiben meist in Normalstellung.

In der Ruhe ist die mimische Muskulatur entspannt; der Mund ist geschlossen, die Ohren sind in Ruhestellung, die Augen normal geöffnet, die Schnurrhaare nicht gespreizt, sondern mehr oder weniger im Büschel in gleicher Richtung leicht nach hinten-unten wegstehend.

Dieser Ruheausdruck verändert sich, sobald das Tier etwas beobachtet, durch gerichteten Blick der Augen und durch nach vorne Drehen der Ohreninnenseite. Dieser Ausdruck zeigt sich auch beim Lauern sowie meist im Erkundungsverhalten. Bei stark gesteigerter, eventuell argwöhnischer Aufmerksamkeit, wie sie im Rahmen des Erkundungsverhaltens auftreten kann, kann der Mund leicht geöffnet werden; dabei kann manchmal auch die Zunge nach vorne zwischen die Eckzähne geschoben werden. Die Schnurrhaare bleiben in Ruhestellung.

Als letzter der mimischen Ausdrucksformen sei noch auf die „Beißdrohung“ (*Leyhausen* 1956 a) hingewiesen, die der Nebelparder in gleicher Weise wie andere Feliden durch nach vorne Drehen der Ohraußenfläche zeigt, so daß diese von vorn gesehen wie ein spitzes Dreieck erscheint. Diese Ausdrucksbewegung ist nach *Leyhausen* (1956 a) aus der Ohrstellung bei festem Zubeißen abzuleiten.

Wie wir aus der Beschreibung der einzelnen Ausdrucksformen entnehmen können, spielt das Hochziehen der Oberlippe, bedingt durch Kontraktion des *Musculus levator labii*, in der Mimik des Nebelparders und gleichermaßen aller anderen Feliden eine große Rolle. Dieser Muskel wird bei allen mimischen Ausdrucksbewegungen betätigt, die auf einen sehr starken Reizkontrast zurückzuführen sind — wie ein solcher überhaupt für die meisten Ausdrucksbewegungen verantwortlich zu machen ist (vgl. An-



Zur Mimik des Nebelparders:

Abb. 49/50: (oben): Ruheausdruck.

Abb. 51: (zweite Reihe links): Ruhe / Beobachten — Bewegungen des Ohres und des Auges.

Abb. 52: (rechts): Flehmen — Bewegungen des Mundes, der Oberlippe, der Augenpartie und der Zunge.

Abb. 53: (dritte Reihe links): Überraschungsgebärde — Bewegungen des Mundes, der Oberlippe, der Augenpartie und der Schnurrhaare.

Abb. 54: (rechts): Überraschungsgebärde, wie 53.

Abb. 55/56: (unten): Gähnen — Bewegungen des Mundes, der Oberlippe, der Zunge, der Augenpartie und der Schnurrhaare.

drew 1963) —, nämlich beim Flehmen auf einen starken Geruchsreiz, bei der Überraschungsgebärde, die in ganz besonderer Weise auf einem starken Reizkontrast beruht, wie der Name sagt, bei der Wutgebärde auf einen Feindreiz, beim Gähnen auf einen starken inneren Reiz (motorischer Reflex) hin. Der *M. levator labii* ist demnach als einer der Muskeln anzusehen, der in der Mimik ursprünglich eine Hauptrolle spielt, und zwar nicht nur beim Nebelparder oder den Feliden allgemein, sondern auch bei den Primaten (Tabbert 1963) und anderen Säugern.

Bei der Mimik des Nebelparders sind daneben, wie wir sahen, Bewegungen des Mundes, der Zunge, der Augenmuskulatur (*M. orbicularis oculi*), der Ohren und der Schnurrhaare beteiligt.

Dem Öffnen des Mundes kommt gleich dem Hochziehen der Oberlippen große Bedeutung zu, da es in verschiedenem Grad bei allen durch stärkeren Reizkontrast hervorgerufenen Ausdrucksbewegungen erfolgt.

Bewegungen der Zunge sind in der Hauptsache auf Ausdrucksformen beschränkt, die mit einer starken inneren Komponente — Abkehr des Tieres von der Außenwelt — verbunden sind, wie das Flehmen und das Gähnen.

Ähnliches gilt auch für die Augenmuskulatur, wobei die Augen bei den letzteren Ausdrucksformen geschlossen werden können.

Die Schnurrhaare werden bei solchen Ausdrucksformen bewegt und abgespreizt, die aus einer Anpassung des ganzen Tieres auf eine ihm evidente Gefahr hin hervorgehen (im Verhalten der Katzen der Umwelt gegenüber wird nach Leyhausen 1953 durch Vorspreizen der Schnurrhaare zuerst Kontakt genommen), also nach Überraschung durch einen unbekannten Gegenüber (Überraschungsgebärde) und im Kampfverhalten (Wutgebärde). Das Abspreizen der Schnurrhaare beim Gähnen macht davon eine Ausnahme und erscheint durch das starke Oberlippenhochziehen passiv mit zu erfolgen.

Ausdrucksveränderungen durch Ohrenbewegungen können zweierlei Ursachen haben, nämlich 1. Hinwenden der Ohrmuscheln gegen eine Geräuschquelle beim aufmerksamen Beobachten und 2. als reine Ausdrucksbewegung im Kreis des Kampfverhaltens (Beißdrohung und Wutgebärde und deren gegenseitige Überlagerung / vgl. Leyhausen 1956 a). Passive Ohrbewegungen treten, wie schon Leyhausen (1956 a) für Feliden im allgemeinen feststellt, bei festem Zubeißen auf.

Schematisierte Darstellungen verschiedener mimischer Ausdrucksformen des Nebelparders geben die Abbildungen 49 bis 56, die die Stellungen von Mund, Oberlippe, Augenpartie, Schnurrhaaren, Zunge und Ohren zeigen sollen. Die Droh- und die Wutgebärde sind dabei nicht berücksichtigt, da sie für die Hauskatze, bei der sie im Prinzip gleich sind, bereits ausführlich und in den verschiedenen Überlagerungsstufen von Leyhausen (1956 a) dargestellt wurden.

Tabelle 3: Übersicht über die Beteiligung der einzelnen Gesichtspartien an den verschiedenen mimischen Ausdrucksformen des Nebelparders.

(M = Mundöffnen; O = Oberlippenhochziehen; A = Augenschließen; S = Schnurrhaarabspreizen; Z = Zungenbewegung; Or = Ohrenbewegung)

	M	O	A	S	Z	Or
Ruheausdruck	—	—	—	—	—	—
Beobachten/Aufmerksamkeit	—(+)	—	—	—	—	±
Aufmerksamkeit/Argwohn	±	—	—	(+)	—	±
Drohgebärde (Beißdrohung)	—	—	—	+	—	+
Überraschungsgebärde	+	+	— —	+	—	—
Wutgebärde	++	++	—	++	—	+
Flehmen	+	+	+	—	+	—
Gähnen	+++	+	+	+	++	—

VI. Morphologischer Anhang: Zur Fellzeichnung junger Nebelparder

Schneider (1953) weist auf die auffällige „Gesichtsmaske“ neugeborener Löwen hin. Ein Hauptelement dieser Maske sind die „zwei braunen, zuweilen dreieckigen Flecken jeweils seitlich des Nasenrückens“. Diese Flecken sind meist von noch dunkleren Streifen auf der Außenseite umrandet (Taf. III, Fig. 4). Genau die gleiche Zeichnung trägt auch der sehr junge Nebelparder (Taf. III, Fig. 3), was wieder einmal auf die Beziehung dieser Art zu den *Pantherinae* hinweist.

Unterschiede in der Kopfzeichnung der Jungtiere von Löwe und Nebelparder liegen in der Anordnung der Stirnflecken und dem beim Nebelparder durchgehenden Wangenstreif, der beim Löwen in Einzelflecken aufgelöst ist. Neuerdings gibt Junčys (1964) einige Bilder junger Irbisse, die danach praktisch die gleiche „Gesichtsmaske“ wie junge Nebelparder tragen.

Die großen Körperflecken sind beim Nebelparder bei Geburt solid und durch helle Streifen der Grundfärbung scharf voneinander getrennt. Im Laufe des Wachstums hellen sie sich im Zentrum allmählich auf, um schließlich die Ausprägung der adulten Tiere zu erreichen, wo die Färbung der Fleckenflächen der Grundfarbe mehr angenähert ist, mit Innenpunkten, und besonders nur der Hinterrand als breiter schwarzer Streif zurückbleibt. Es liegt hier der gleiche Aufhellungsmodus vor, wie er vom Irbis und von manchen Leoparden bekannt ist (Weigel 1961).

B. IRBIS

I. Bisherige Kenntnis vom Verhalten

Kaum mehr als vom Verhalten des Nebelparders ist bis jetzt von dem des Irbis bekannt. Allgemeine Daten über seine Lebensweise sind dabei am vollständigsten.

Nach übereinstimmenden Angaben von Blanford (1888—1891), Bombay Nat. Hist. Soc. (1935), Novikov (1962), Ognev (1962), Schaposchnikov (1956) und Stroganov (1961) lebt der Irbis in den felsigen Regionen der Hochgebirge seines innerasiatischen Verbreitungsgebietes, wo er hauptsächlich auf Steinbock (*Capra ibex sibirica*), Markhor (*Capra falconeri*), Tahr (*Hemitragus jemlahicus*) und Wildschaf (*Ovis ammon*) jagt. In tieferen (z. T. Wald-)Regionen, die mehr im Winter aufgesucht werden, kommen Rehe, Hirsche und Wildschweine dazu; in den Aktau-Bergen persische Gazellen (*Gazella subgutturosa*) (Novikov). Allgemein werden auch kleinere Säugetiere gefangen, wie Hasen und Murmeltiere; manchmal werden auch Vögel erjagt. Im Sommer auf Bergweiden sowie im Winter in den Tallagen schlägt der Irbis auch Vieh, hauptsächlich wieder Schafe und Ziegen, aber gelegentlich auch Hunde, Rinder und junge Pferde. Den Menschen soll er dagegen nicht angreifen³⁷⁾.

Meist soll er in einem Hinterhalt lauern und so aus der Deckung her jagen. Ognev (1962) führt in Übereinstimmung mit Satunin (zit. bei Ognev) Nachrichten, der Irbis lauere seiner Beute auf Bäumen auf, auf Verwechslung mit dem äußerlich ähnlichen und oft verwechselten östlichen Amurleoparden (*Panthera pardus orientalis*) zurück.

Schaposchnikov (1936) gibt an, der Irbis jage manchmal auch in Gruppen. Er teilt eine Beobachtung eines Angriffes von fünf Irbissen (einer Familiengruppe) auf ein ausgewachsenes Wildschwein mit: „Die Irbisse fielen fast gleichzeitig über das Opfer her und zerrissen es rasch.“

Der gleiche Autor sagt, daß ein hungriger Irbis in der Lage sei, andere große Raubtiere anzugreifen. So wurde ein zweijähriger Bär von einem Irbis überrascht und niedergekämpft. Der Irbis fraß den analen Teil des Körpers und die inneren Organe des Bären; Kopf, Brustkorb und Fell blieben liegen.

Nach Stroganov (1961) ist der Irbis nicht nur in der Dämmerung und des Nachts tätig, sondern mitunter auch am Tage. Sein Lager befindet sich in Höhlen und zwischen Felsspalten, doch soll er nach diesem Autor manchmal auch in Geierhorsten die Tagesstunden verbringen.

Stroganov gibt auch wenige Angaben über die Fortpflanzung. Die Brunft findet danach am Ende des Winters oder zu Frühlingsbeginn statt. Die Tragzeit beträgt etwa drei Monate, nach Novikov 90 bis 100 Tage³⁸⁾. Die Geburt der Jungen fällt in den April/Mai, mit einer Wurfgröße von gewöhnlich 2—3, selten 4 oder 5 Jungen. Diese folgen zu Beginn des Juli der Mutter bereits auf ihren Wanderungen. Die Jungen sollen auch im Winter noch nicht auseinander gehen, sondern zusammen jagen.

³⁷⁾ Petzsch (Die Katzen. 1968) schreibt, der Irbis solle sehr begierig auf Blut und die Milch in den Eutern gerissener Wiederkäuerweibchen sein.

³⁸⁾ Nach Petzsch (1968) gegen 90 Tage. Encke (1966/67) gibt für eine Zucht im Tierpark Krefeld eine Tragzeit von anscheinend 106—107 Tagen an.

Nach übereinstimmenden Angaben der russischen Autoren macht der Irbis ziemlich regelmäßig weite Wanderungen.

I o n o v (zit. nach O g n e v 1962) berichtet von zwei Verhaltensbeobachtungen an Irbissen:

„I happened to see the snow leopards at play. Early one morning I went out to hunt mountain goats; fifty paces from the hut I saw a snow leopard running along the banks of a mountain stream. Suddenly it crouched on the trail as if preparing to attack, and at that moment another snow leopard approached. They reared up on their hind legs and exchanged blows with their forelimbs. One of them began to run. The second overtook it with an enormous bound. They played a while in the grass, twisting up into knots. Then they jumped to their feet, arching their backs at one another, after which each went on his own way.

The siberian snow leopard makes unbelievable leaps, and I would never have accepted stories about them if I had not seen them myself. I have seen a snow leopard leap not less than 15 meters uphill over a ditch.“

N o v i k o v (1962) spricht von Sprüngen bis zu 6 Metern. T ' a n P a n g C h i e h (1964) nennt den Irbis „agile like a monkey“.

Kaum mehr Angaben über das Verhalten des Irbis als aus Freilandbeobachtungen haben wir bis jetzt aus Beobachtungen gefangener Irbisse, obwohl diese Art gar nicht so extrem selten in Zoologischen Gärten gehalten wurde und wird.

K r u m b i e g e l (1953) weist mit Photobelegen auf das abweichende Benehmen eines frisch gefangenen und importierten Irbispaars gegenüber dem des gleichen Paares nach völliger Eingewöhnung (mit Nachzucht) hin. Im ersten Fall „verkrampfte Haltung mit Angstdrohen und Ausnutzung des äußersten Schlupfwinkels“, im anderen „ruhige Entspannung“, ♀ läßt sich streicheln.

Von diesen Irbissen teilt K r u m b i e g e l (1937 a und b) auch ihre Vorliebe für Schnee mit, die durch Wälzen und Versuche, sich darin zu vergraben, zum Ausdruck kommt. Bei starkem Schneefall treiben sie als Spiel Fallenlassen vom Felsen im Käfig mit dem Rücken nach unten und Umdrehen erst im letzten Moment.

Den Versuch einer künstlichen Aufzucht eines zoogeborenen Irbisjungen beschreibt S c h n e i d e r (1937) unter Beigabe einiger Photos. Das Junge wurde von der Mutter nicht hinreichend genährt, was durch seine Unruhe und häufiges Schreien bemerkt wurde. Es wurde daher mit einer Dackelamme aufgezogen. „Nach 6 Wochen war es so stark geworden, daß es seine Milchbrüder, die jungen Dackel, abwürgte.“ Das Junge starb dann leider später. Genaue Nachrichten darüber liegen, wie S c h n e i d e r schreibt, nicht vor.

Von einer natürlichen Aufzucht, an der sich überraschenderweise auch das Vattertier beteiligte, berichtet K r u m b i e g e l (1937 b). Das Muttertier hatte dabei „aus ausgerupften Brust- und Bauchhaaren ein kleines Nest für die Jungen gebaut“. Genau Entsprechendes berichtet auch H a g e n b e c k (1909). C r a n d a l l (1964) stellt alle weiteren Zuchterfolge

verschiedener Zoos (z. B. Kopenhagen) zusammen; von diesen werden jedoch keine Verhaltensbeobachtungen mitgeteilt. Erst neuerdings gibt Junčys (1964) noch einige wenige Angaben über eine Aufzucht von 1,1 Irbissen im Zoologischen Garten Kaunas (Litauische SSR). Die Jungen öffneten die Augen am 7. Tag. Nach 10 Tagen krochen die Jungen umher „und grunzten wie kleine Ferkel. Nach 15 Tagen veränderte sich ihre Stimme, sie wurde dünner und ähnelte der eines Vogels. Mit zwei Monaten liefen die Jungen gut umher. In dieser Zeit begannen die jungen Schneeleoparden, selbständig Fleisch zu fressen und Milch zu lecken, obwohl die Mutter sie noch nährte.“ Diese Zeitangaben kommen etwa mit denen der Nebelparderentwicklung (vgl. Tab. 1) überein.

Nach Stanek (1961) stößt der gereizte Irbis ein „krächzendes Geschrei“ aus. Krumbiegel (1937 b) spricht von unaufhörlichem Knurren und Fauchen bei Annäherung. Nach Junčys (1964) miauen die ♀♀ in der Brunftperiode. Für das Stimmverhalten findet sich sonst nur noch die Angabe, daß das Schnurren des Irbis wie das einer Kleinkatze anhaltend sei, beim Ein- und Ausatmen (Sanderson 1956, Steinbacher 1955³⁹).

VERHALTENSSTUDIEN AM IRBIS IN GEFANGENSCHAFT

II. Verhaltensmerkmale des Irbis

1. Bewegung

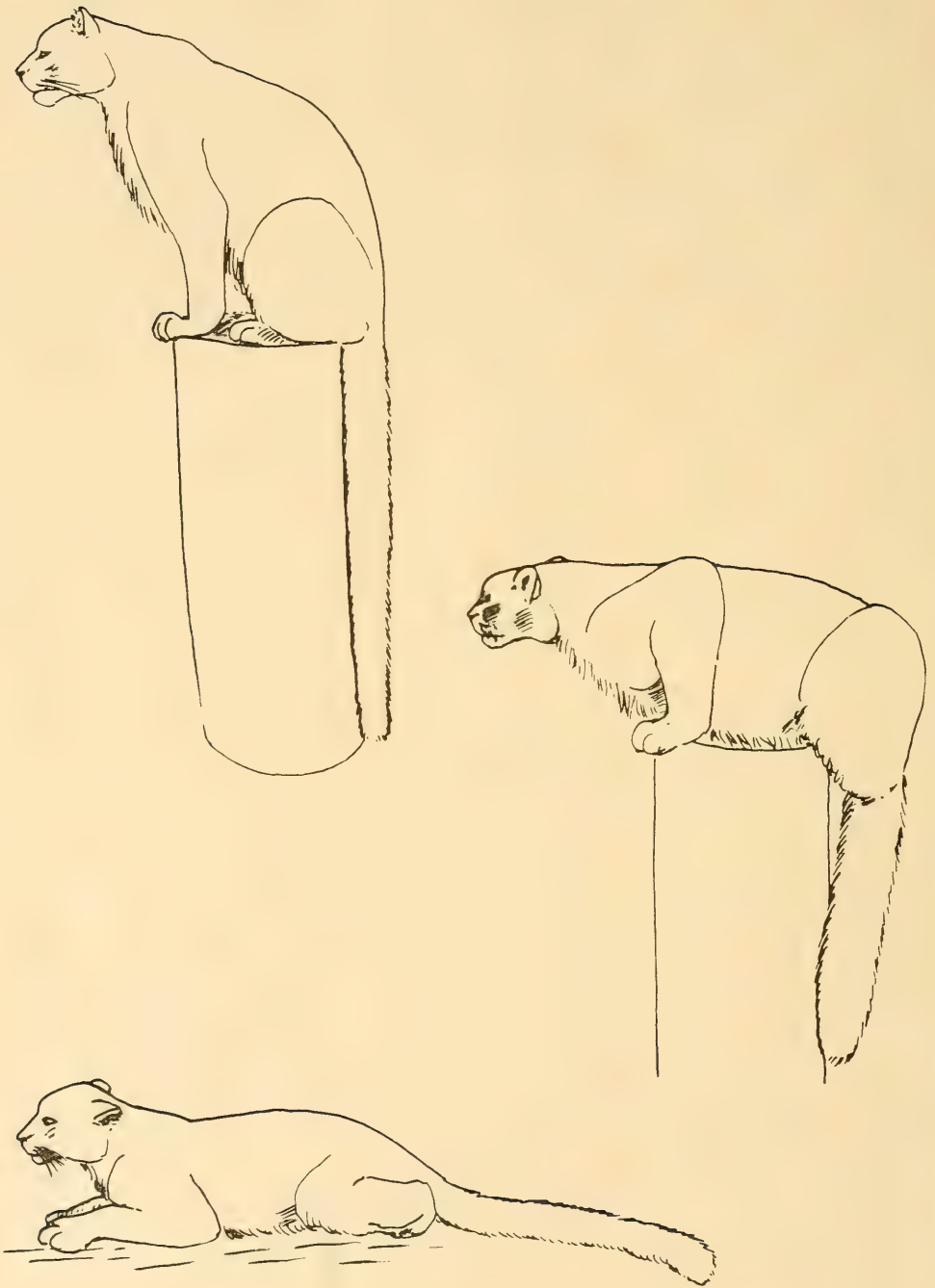
Die Bewegung des Irbis ist durch seine enorme Sprungfähigkeit besonders ausgezeichnet, auf die aus Freilandbeobachtungen deutlich hingewiesen wird (vgl. oben). In Gefangenschaft ist es den Tieren in ihren oft recht kleinen Käfigen meist nicht möglich, diese Fähigkeiten zu demonstrieren. Auffällig ist aber die große Leichtigkeit, mit der der Irbis kleinere Hochsprünge wie auf erhöhte Ruheplätze und dergleichen ausführt.

Im Tierpark Arnhem sollen die Irbisse oft des Nachts spielerisch jedoch auch mächtige Hochsprünge bis gegen die Gitterdecke ihres Außenkäfigs machen (Sprünge mindestens etwa 2 m hoch), wobei kaum Anlauf möglich ist, sie also mehr oder weniger aus dem Stand heraus erfolgen müssen (van Hooff, mündl. Mitt.). Ich selbst konnte dieses Verhalten leider nicht beobachten.

Auf die große Beweglichkeit und ihre Ausnützung im Spielverhalten weist auch die oben zitierte Beobachtung Krumbiegels bei Schneefall hin.

Die Kletterfähigkeit scheint dagegen nicht besonders entwickelt zu sein, keinesfalls besser als beim Leoparden, anscheinend aber schlechter. Eine

³⁹) Encke (1966/67) hörte während des Werbeverhaltens vom ♂ „ein Fauchen, ein kurzes Mauzen und ein leises Schnurren“.



Veränderung der Körperstellungen des Irbis vom Ruhesitzen bis zum Lauern:

Abb. 57: Ruhesitzen auf einem starken Pfahl.

Abb. 58: Erkundungsstellung auf der gleichen Stelle wie in Abb. 57; Körper niedergeduckt, Kopf und Hals vorgestreckt.

Abb. 59: Lauern auf dem Boden (kurz vor dem Absprung).

sichere Überprüfung ist allerdings schlecht möglich, da die Kletterbäume der Käfige, wenn sie überhaupt einmal aufgesucht werden, etwa als erhöhter Aussichtsplatz, im Sprung erstiegen werden. Wo ein solches Anspringen durch Fehlen geeigneter waagrechter Äste nicht möglich ist, habe ich nie einen Kletterversuch an einem Baum beobachten können.

Die normalen Bewegungsweisen auf dem Boden sind die aller anderen Feliden und brauchen daher nicht eigens beschrieben zu werden.

Häufiger als bei anderen Feliden unter Zoobedingungen normalerweise zu beobachten, nehmen Irbisse Lauerstellung ein, wenn Wärter oder andere bestimmte, dem Tier gut bekannte Personen in der Entfernung vor ihrem Käfig auftauchen. Sitzt das Tier vorher auf einem erhöhten Platz, etwa einem starken Pfosten oder einem Felsblock und fühlt sich offensichtlich von der betreffenden Person noch unbeobachtet, so läßt es sich meist in Sekundenschnelle nach unten möglichst in Deckung fallen und liegt sofort flach, mit nach hinten gestrecktem Schwanz (Abb. 57—59). Die Vorderbeine sind dabei angezogen und an den Boden gedrückt, die Hinterpranken weit nach hinten geschoben und zum Vorwärtsschnellen des Körpers fest aufgestemmt. Zum Sprung kommt es normalerweise jedoch nicht, da die entsprechenden Personen meist nicht nahe genug an das Gitter herankommen. Die Lauerhaltung wird erst aufgegeben, wenn das Objekt, dem sie galt, sich wieder weiter entfernt hat.

2. Beuteerwerb

Direkte Fanghandlungen des Irbis waren, auch nicht in spielerischer Weise, in keinem Fall zu beobachten. Hinweise geben jedoch die soeben besprochene Lauerstellung sowie die Art des Angriffes eines gereizten Tieres.

Zum Lauern sucht der Irbis demnach möglichst auf dem Boden Deckung zu nehmen, zwischen Felsen oder dergl., selten nur auf einem erhöhten Platz, von dem aus er etwa anspringen könnte. Der Ansprung erfolgt wie bei den meisten anderen Feliden (mit Ausnahme des Nebelparders) vom Boden her.

Gleiches zeigt der provozierte Angriff eines Irbisses gegen den dicht am Gitter stehenden Beobachter. Das gereizte Tier befand sich dabei auf einem erhöhten Brett, von dem aus ein direkter Ansprung an das Gitter sehr wohl möglich gewesen wäre (Tafel III, Fig. 5 und 6). Beim Angriff sprang der Irbis aber dennoch zuerst auf den Boden des Käfigs herunter (Tafel III, Fig. 6) und erst dann an das Gitter bzw. an diesem gegen den außen stehenden Beobachter hoch⁴⁰).

⁴⁰) Die Beobachtung Enckes (1966/67), daß das auch vom Verf. beobachtete Irbis-♀ im Krefelder Tierpark keine Angriffslust zeigte, wenn es hinter einem dichten Busch versteckt lag, aber der Wärter das Gehege nicht betreten konnte, wenn es oben auf einem Baumstamm saß, kann kaum so zu interpretieren sein, daß sich das Tier auf dem Erdboden unsicher fühlt. Bei diesem Verhalten dürfte die Versteckmöglichkeit eher eine Rolle spielen.

3. Fressen

Wie der Nebelparder, so frißt auch der Irbis in Hockstellung (Tafel III, Fig. 7; Abb. 60). Er kann dabei vorne weiter niedergeduckt sein als jener, mit stärker im Ellbogengelenk abgewinkelten Vorderbeinen (Abb. 82), die Hockstellung kann andererseits aber auch genau der des Nebelparders entsprechen (Abb. 60).



Abb. 60: Fressen in Hockstellung mit schwach angewinkelten Vorderbeinen.

Beim normalen Fressen halten die Vorderpfoten das Fleisch nicht, sondern sind davon entfernt aufgestützt; zwischen den Pfoten festgehalten wird der Brocken nur bei der Zerreißhandlung, die auch der Irbis gebraucht.

Vorübergehendes Stehen und Putzhandlungen in Freßpausen kennt der Irbis wie die anderen Feliden ebenfalls.

4. Handlungen der Körperpflege

Nach dem Fressen werden als Fellpflegehandlungen Belecken von Lippen und Nase, intensives Belecken der Vorderpfoten (im Sitzen) und Waschen des Gesichtes vorgenommen, wobei aber bei letzterem fast nur der Nasenrücken betroffen wird.

Die gleichen Handlungen (Vorderpfotenbelecken und Gesichtswäsche) führt der Irbis auch gleich nach dem Aufwachen aus dem Schlaf durch, und zwar meist noch in der jeweiligen Schlaf Lage (z. B. Halb- bis Dreiviertelkreis Lage), ohne vorher aufzustehen. Im Liegen beleckt er dabei auch verschiedentlich die Flanken.

Ausgiebige, vollständige Fellpflege setzt sich aus mehreren Handlungen zusammen. Zu Beginn werden die Vorderpfoten beleckt, meist entweder im Sitzen oder im Liegen. Die normalerweise anschließende Gesichtswäsche mit Hilfe einer beleckten und somit benäßten Pfote wird, wie bereits gesagt, sehr wenig gründlich ausgeführt. Vom Gesicht wird dabei kaum mehr als der Nasenrücken erfaßt, in keinem Fall streicht die Pfote bis weit über die Augen oder gar in den Ohrbereich.

Meist im Liegen werden die Schultern durch starkes Kopf- und Halsdrehen beleckt, gleicherweise die Flanken. Die Oberschenkel und der direkt

anschließende Flankenbereich sowie die Schwanzwurzel und die Genitalregion werden unter Drehen des Vorderkörpers im Sitzen bzw. Sitzliegen beleckt.

Gegenüber den Leckbewegungen treten in der Körperpflege Kratzbewegungen mit den Pfoten stark zurück; mit den Hinterpfoten wird der Hals und die hintere Kopfseite gekratzt. Beim Fellbelecken wird oft auch kurzes Fellbeknabbern vorgenommen.

Die Verteilung der Putzbewegungen auf die einzelnen Körperregionen entspricht beim Irbis ziemlich der beim Nebelparder, wie auf Abb. 15 dargestellt.

Belecken kommt auch in der Form der sozialen Körperpflege vor, wenn ein Geschlechtspartner (meist das ♀) an Kopf- oder Halsseite beleckt wird, an den Stellen, die das Tier selbst leckend nicht erreichen kann (Tafel III, Fig. 8).

Kurzes Nasenbelecken ist zwischen und nach dem Flehmen möglich (vgl. dort).

Zur Körperpflege ist auch die Krallenpflege zu rechnen, die in Form des Krallenschärfens vorgenommen wird. Der Irbis richtet sich dazu an einem Baum auf den Hinterbeinen mehr oder weniger weit auf und zieht mehrmals die Krallen der Vorderpranken durch die Rinde herunter (Tafel IV, Fig. 1 und 2).

5. Ruhestellungen

Die Ruhestellungen des Irbis entsprechen denen des Nebelparders weitgehend, wie auch denen anderer Großkatzen. Der Schwanz wird beim Ruhesitzen oder -liegen normalerweise nach hinten lang ausgestreckt (Tafel IV, Fig. 3), manchmal auch locker seitlich an den Körper herangelegt (besonders beim Sitzen vorkommend). Zur Einnahme bogig-liegender Ruhelage, die später in Schlaflage durch Auflegen des Kopfes auf den Körper übergehen kann, wird der Schwanz lose um den Körper geschlagen. Das Tier beobachtet in dieser Stellung oft noch einige Zeit, ehe es zu schlafen beginnt.

Beim Sitzen auf einem erhöhten Punkt hängt der Schwanz einfach herunter (Abb. 57). In den liegenden Ruhestellungen bleiben die Vorderpfoten nach vorn ausgestreckt.

6. Schlafstellungen

Besonderheiten in den Schlafstellungen gegenüber dem Nebelparder oder anderen Feliden bestehen nicht. Der Irbis schläft bei warmem Wetter normalerweise flachbogig oder viertel- bis halbkreisförmig. Der Schwanz wird dabei lose umgelegt. Bei kühler Außentemperatur wird auch Dreiviertel- bis Vollkreislage eingenommen. Bei relativ hohen Temperaturen kann dagegen auch Seitstrecklage und Rückenlage beim Schlafen beobachtet werden.

tet werden. Diese letzteren Lagen werden aber schon bei tieferen Temperaturen als etwa von Leopard und Jaguar gewählt, was auf die stärkere Kälteanpassung des Irbis hinweist.

7. Koten und Harnen

Wie alle Feliden, so kotet und harnt auch der Irbis in beiden Geschlechtern hinten niedergeduckt, mit etwas abgehobenem Schwanz. Davor scharrt er wie die *Panthera*-Arten mehr oder weniger stark, manchmal sogar sehr ausgiebig mit den Hinterpfoten (Abb. 61).



Abb. 61: Kotstellung, mit starkem Hinterpfotenauswischen.

Das Markierungs- oder Spritzharnen konnte ich direkt nicht für den Irbis nachweisen, aber nach folgender Beobachtung im Zoo Rotterdam erscheint es sehr wahrscheinlich, daß es der Irbis doch kennt:

Ein Irbismännchen streckt manchmal den Schwanz hoch in der Haltung des Spritzharnens; dabei leichtes krampfhaftes Schwanzzittern, aber kein Harnstrahl. Tier jedoch offensichtlich krank; in der Beobachtungszeit zweimal Erbrechen kleiner weißer Flüssigkeitsmengen; überhäufiger Versuch, unter starkem Scharren normal zu koten oder zu harnen, meist anscheinend nur mit geringem Erfolg. Während der Spritzharnstellung auch einmal sehr wenige, schwache Scharrbewegungen mit den Hinterpfoten.

Daß kein Harnstrahl kam, mag hier also auf die Erkrankung zurückzuführen sein.

8. Flehmen

In voller Intensität entspricht das Irbisflehmen ganz dem des Tigers. Ein ♂ flehmte nach intensivem Beriechen des Rückenfeldes seines ♀ lang anhaltend, mit weit heraushängender Zunge. Die Ausdrucksstärke ist dabei typisch pantherin, mit Faltenbildung an Oberlippe, Nase und im Augenbereich (Abb. 66 und 67). Am Schluß des Flehmens wird die Zunge etwas nach oben eingerollt und so weiter in den Mund zurückgezogen.



Das Flehmen des Irbis:

(Abbildungszählung von links nach rechts und von oben nach unten)

Abb. 62: Ruheausdruck zum Vergleich.

Abb. 63: Flehmen geringster Intensität — Oberlippe nur sehr schwach hochgezogen, Zunge bleibt hinter den Vorderzähnen zurück im Mund.

Abb. 64: Intensität gesteigert — Zunge steht gerade vor die Vorderzähne heraus und hängt in der Spitze leicht nach unten (entspricht dem Flehmen des Nebelparders).

Abb. 65: desgl.

Abb. 66: Flehmen starker Intensität — Oberlippe hochgezogen mit Faltenbildung an der Nase, obere Eckzähne entblößt, Zunge hängt weit aus dem Mund heraus.

Abb. 67: Flehmen stärkster Intensität — Oberlippe weit hochgezogen mit sehr starker Faltenbildung der Haut der Nasen- und Augenregion, Zunge hängt weit aus dem Mund heraus.

(Abb. 66 und 67 entsprechen dem Flehmen des Tigers)

In schwacher Intensität ist das Flehmen des Irbis weniger ausdrucksvoll und entspricht dann dem des Nebelparders. Die Zunge steht dabei gerade nur über die Vorderzähne heraus, ohne eigentlich zu hängen (Abb. 64 und 65).

Im Gegensatz zum Flehmen des Nebelparders dreht der flehmende Irbis die Ohren etwas seitwärts-vorwärts, so daß eine Ohrenstellung wie bei Überlagerung Angriffs/Abwehrstimmung (Leyhausen 1956 a) mit Sichtbarwerden der Ohraußenseiten entsteht.

Nach und zwischen dem Flehmen kann kurzes Nasenlecken vorkommen, bis so weit, daß beides einige Male abwechselt: Flehmen, Nasenbelecken, Flehmen ... (wieder erneut aufgenommen ohne neuerliche Geruchsinduktion) ... und so einige Male.

9. Stimme

Ein Brüllen wie die Arten des Genus *Panthera* besitzt der Irbis genauso wenig wie der Nebelparder. Seine lauteste Stimmäußerung ist der Partnerruf, der in halblauter bis sehr lauter Ausführung in Brunftphasen geäußert wird. Er schwillt rasch zur vollen Lautstärke an, kann dann sehr lange auf gleicher Tonhöhe gedehnt werden, um am Schluß wieder etwas langsamer abzuschwellen. Er erinnert in dieser Hinsicht, nicht so sehr aber in seiner Klangfarbe, in der er mehr dem Tiger ähnelt, an den entsprechenden Ruf des Pumas.

Zu umschreiben ist der Partnerruf etwa mit „oääääau“ bis „aääāo“ (zwischen ‚a‘ und tiefem dunklen ‚ä‘). Statt gleichmäßig anzuhalten, kann er in der Mitte etwas leiser werden und dann wieder, ohne wirklich abzubrechen, neu mit hoher Lautstärke aufgenommen werden.

Sehr ähnlich diesem Partnerruf, nur viel leiser, sind Laute, die gleichfalls meist einem Partner gegenüber geäußert werden und unter dem Begriff Mauzen zusammengefaßt werden können.

Dem Partnerruf am nächsten kommen eigenartige, tiefe bis helle Mauzlaute, meist leise bis halblaut „uääāau“ (Klangfarbe wie beim Partnerruf), z. T. in der Stimme fast etwas meckernd. Mit diesen Mauzlauten konnte der Verfasser im Tierpark Krefeld direkten Stimmkontakt mit einem Irbis-♀ herstellen, wobei das Tier antwortete. Durch Lautstärkesteigerung dieses Mauzens konnte von seiten des Beobachters her der Partnerruf angeregt werden, als einfache Verstärkung des Mauzens in halblauter Ausführung. Mit dem Partnerruf erfolgte dann mehrere Male ein Hin- und Her-Antworten von Irbis und Beobachter.

Bei diesen Mauzlauten kommen u. a. auch Stimmen vor, die einem lauten „miau“ sehr ähneln.

Mit verschiedenen Mauzlauten antworteten manchmal auch Irbisse auf den Versuch hin, das Prusten auszulösen (vgl. dazu unten). So reagierte im Zoo Rotterdam ein Irbis mit einem leisen hohen Laut, wie „iei“ darauf, ohne sonst einen anderen ersichtlichen Grund zu dieser Lautgebung zu haben.

Im Zoo Amsterdam gab ein Individuum beim „Köpfchen geben“ (Antonius 1939) an einem bemoosten Ast seines Kletterbaumes mehrmals leise, stöhnend klingende Laute von sich.

Auch das Begrüßungsprusten gehört zum Lautrepertoire des Irbis, gleichwie zu dem des Nebelparders und des Tigers (und in geringerer Häufigkeit auch anderer *Panthera*-Arten / Hemmer, 1966). Es ist beim Irbis jedoch seltener als beim Tiger, wird anscheinend in den gleichen Situationen angewandt, konnte aber sicher immer nur nach Auslösung durch den Beobachter als Antwort gehört werden. In der Ausführung entspricht es dem Prusten von Tiger und Nebelparder, ist aber etwas leiser als gewöhnlich beim Tiger.

Das Krefelder Individuum antwortete auf das Prusten des Verfassers zuerst immer mit Mauzlauten und prustete seinerseits, dann aber gleich einige Male, erst bei Handkontakt. Für die Auslösung des Prustens bei einem Amsterdamer Irbis und die damit verbundenen anderen Lautäußerungen sei ein diesbezügliches Protokoll angeführt:

Beobachter 1 Stunde lang ruhig vor der Absperrung vor dem Käfig stehend, Irbis gegen Schluß dieser Zeit etwas aktiver als sonst, öfters in Nähe des Gitters, ab und zu auch „Köpfchen geben“ am Gitter. Auf Prusten des Beobachters hin zuerst kurzes Fauchen, dann sofort Prusten (relativ leise, ähnlich wie Nebelparder); später auf gleiche Weise noch zweimal ausgelöst (auf Entfernung von ca. 1 m), einmal auch ohne vorheriges Fauchen. Sonst aber nur kurzes Fauchen. Später dann Prusten dauernd auszulösen, z. T. noch mit geringer Abwehr (Fauchen) verbunden. Dazwischen leise, jammernd-klagend klingende Laute, langgezogene Töne zwischen ‚u‘ und ‚o‘. Wieder „Köpfchen geben“ am Gitter. Bei erneutem Kopfreiben am Gitter versucht Beobachter, nun dicht am Käfig stehend, Handkontakt. Tier läßt sich in der Hals- und Kopfregion kraulen, dabei festeres Herandrücken an Gitter und Hand, aber mit ständigem Abwehrgrollen; schließlich Überwiegen der Abwehrstimmung, Hochspringen am Gitter, Schlagen mit den Pranken und Fauchen.

Aus diesem Beobachtungsprotokoll gehen auch die Abwehrlaute hervor, nämlich Fauchen und Grollen in der bei allen Feliden üblichen Form und in verschiedener Lautstärke. Desgleichen hat der Irbis das laute Angriffs- oder Abwehrhusten, das bereits beim Nebelparder näher erläutert wurde (das von Stanek [1961] erwähnte „krächzende Geschrei“ ist wohl hierher zu rechnen). Das Grollen des Irbis ist etwas rollend und ähnelt darin dem des Nebelparders.

Der Irbis schnurrt laut und anhaltend, wie bereits Sanderson (1956) und Steinbacher (1955) feststellten und wie ich auch selbst hören konnte, also sowohl expiratorisch wie auch inspiratorisch, im Gegensatz zu den Arten des Genus *Panthera*, die nur expiratorisch schnurren können.

10. Erkundungsverhalten

Das Erkundungsverhalten des Irbis entspricht etwa dem des Nebelparders, mit starkem Niederducken des Körpers und Vorstrecken des Halses. Der Irbis kann diese Stellung gleichfalls sowohl auf dem Boden wie auf einem erhöhten Platz einnehmen, z. B. auf einem sonst als Ruheplatz be-

nutzten starken Pfahl wie im Zoo Rotterdam (Abb. 58). In diesem Fall ist die Beinstellung durch die Erfordernisse der Unterlage insofern geändert, als die Pfoten hier auf engem Raum beieinander bleiben müssen.

Bei Erkennen des Charakters des Auslösers für die Erkundungsstellung (wenn es sich dabei z. B. um einen Wärter handelt) folgt beim Irbis unter Zoobedingungen häufig unmittelbar anschließend die Lauerstellung (vgl. oben). Im Falle der Erkundungsstellung auf einem erhöhten Platz (wie in Abb. 58) wird dieser dabei sofort verlassen, der Irbis läßt sich herabfallen und geht dahinter verborgen in Lauerstellung.

11. Andere Verhaltensweisen

Wie vom Nebelparder, so ist dem Verfasser auch vom Irbis weder das Paarungs- noch das Kampfverhalten bekannt. Hinweise auf die Art eines Angriffes aus der Verteidigung heraus finden sich oben bei der Beschreibung des Beuteerwerbes. Kämpfe oder auch nur Spielkämpfe von Irbissen untereinander konnten nicht beobachtet werden. Für letztere sei auch auf das Zitat von Ionov in der einleitenden Literaturübersicht verwiesen.

Im sonstigen Verhalten des Irbis fiel mir einige Male ein Scharren mit den Vorderpranken auf, wie ich es von den *Pantherinae* sonst nicht in dieser Art kenne. Ein ♂ scharrte einige Male ohne ersichtlichen Grund mit den Vorderpfoten an seinem Trinkwasserbehälter (im Außenkäfig davor im Sand, im Innenkäfig aber auch auf Betonboden) (Tierpark Arnhem). Darauf erfolgte teilweise Trinken, nie jedoch Harnen oder Koten. Das Scharren wird zuerst mehrere Male hintereinander mit einer Pfote, dann erst wieder einigemal mit der anderen ausgeführt, nie mit beiden Pfoten alternierend. Auch ein ♀ scharrte gleichfalls ohne deutlichen Grund mehrmals in dieser Weise.

III. Gefangenschaftsbedingte Verhaltensweisen

Das Verhalten in neuer, dem Tier fremder Umgebung konnte der Verfasser beim Irbis nicht selbst beobachten. Es sei dafür auf die Bemerkung Krumbiegels (1953) über den Unterschied im Benehmen frisch gefangener und gut eingewöhnter Irbisse hingewiesen.

Gefangenschaftsbedingte Verhaltensweisen sind auch beim Irbis, wie schon beim Nebelparder beschrieben, Stereotypieläufe im Käfig in verschiedener Form. Diese Stereotypien treten um so eher auf, je kleiner und ungliedriger der Käfig ist.

In einem relativ großen Gehege im Tierpark Arnhem wurden Stereotypieläufe besonders an einer Gitterwand entlang ausgeführt (Tafel IV, Fig. 5), die von der Besucherseite seitlich abgekehrt ist, meist als flache Achterschleifen mit Wendung in der jeweiligen Ecke. Diese Stereotypieläufe waren von einem Einfluß durch Besucher am Käfig unabhängig. Ähn-

liche Stereotypien waren auch bei allen anderen beobachteten Individuen festzustellen.

Im Zoo Rotterdam, in dem ein unverträgliches Irbispaar in Nachbarkäfigen untergebracht war, die durch eine solide Wand bis in halbe Höhe getrennt sind, auf der dann eine Einblick in den Nachbarkäfig ermöglichende Gitterwand beginnt, war manchmal ein gegenseitig induziertes stereotypes Herumjagen beider Tiere in ihren Käfigen zu beobachten. Sie sprangen dabei von ihrer Seite her auf den Oberrand der Mauer an das Gitter, um sich von dort, wo ja kein wirklicher Halt zu finden war, abzustoßen und mit großen Sprüngen im Käfig herum wieder an den Ausgangspunkt zu gelangen.

Die Aktivitätszeiten des Irbis liegen in den Zoologischen Gärten stärker als die anderer Großkatzen in den Dämmerungs- und Nachtstunden. Tagsüber sind nur immer kurzzeitig Aktivitätsphasen zu vermerken. Das mag einerseits damit zusammenhängen, daß der Irbis auch in freier Wildbahn Dämmerungs- und Nachtjäger sein soll (vgl. die Literaturbesprechung), mag andererseits aber auch noch eine Folge unseres europäischen Klimas sein. Der kälteadaptierte Irbis findet in den kühleren Nachtstunden ein ihm mehr zusagendes Klima als während der warmen Tagstunden, die meist verschlafen werden. Daß letzteres sehr wahrscheinlich eine Rolle spielt, geht auch aus einer Beobachtung im Tierpark Krefeld hervor, als nach einer Serie warmer Herbsttage ein plötzlicher Temperatursturz mit Regen erfolgte und das Krefelder Individuum dabei etwas stärkere Tagesaktivität zeigte als die vorher bei warmen Wetter beobachteten holländischen Exemplare.

Die Gliederung der Aktivitätsphasen des Irbis entspricht aber trotz dieser normal stärkeren Verschiebung in die Dämmerungsstunden dennoch der von Haas (1956) für andere Großkatzen gefundenen Einteilung: Erstes Aktivitätsmaximum in den frühen Morgenstunden, dann über Tag lange Ruhepause („Mittagssattel“), die nur ab und zu von kurzzeitiger Aktivität unterbrochen wird. Zweites (Haupt-)Aktivitätsmaximum dann in den Abend-(Dämmer-)stunden, einige Zeit vor der meist späten Fütterung einsetzend.

IV. Zur Mimik des Irbis

Die Ausgeprägtheit (der Eindruck, den sie auf den Beschauer machen) der mimischen Ausdrucksformen, die grundsätzlich beim Irbis die gleichen wie beim Nebelparder sind, ist beim Irbis etwas stärker als bei jenem. Besonders kommt dies beim Flehmen zum Ausdruck, das, wie gezeigt (Abb. 62 bis 67), beim Irbis typisch pantherine Ausdrucksstärke besitzt, wenn es in voller Intensität gebracht wird. Beim Irbis wird dann die Oberlippe stärker hochgezogen, an den Nasenseiten und auf der Nasenwurzel sowie unter den Augen bilden sich infolge stärkerer Muskelkontraktion deutlichere Felfalten als beim Nebelparder. Dadurch werden auch die oberen Eckzähne etwas weiter entblößt. Die Ohren, die beim Nebelparder ziemlich in Nor-

malstellung bleiben, werden beim flehmenden Irbis etwas nach außen gedreht. Beim Nebelparder stellten wir fest, daß Ohrenbewegungen als Ausdrucksformen in den Kreis des Kampfes und der Abwehr fallen. Die Ohrenbewegung beim Flehmen des Irbis kann so eventuell ebenfalls als Ausdruck der Abwehr eines unangenehmen Reizes, hier Geruchsreizes, gedeutet werden.

Eine weitere Besprechung der Irbismimik erübrigt sich, da sie mit der des Nebelparders allgemein übereinstimmt.

C. VERGLEICH BEIDER ARTEN

I. Gemeinsame Verhaltensmerkmale

Nebelparder und Irbis haben fast sämtliche Erbkoordinationen bei den verschiedenen Verhaltensweisen gemeinsam. Die Freßstellung ist bei beiden eine feline Hockstellung. Die Handlungen der Körperpflege sind in Form und Ausführung und den dabei auftretenden Körperstellungen bei beiden ziemlich gleich. Ebenfalls entsprechen sich die Ruhe- und Schlafstellungen. Bei den Ruhestellungen haben beide meist den Schwanz lang nach hinten ausgestreckt oder höchstens locker an den Körper herangelegt, nicht fest umgelegt wie etwa bei der Hauskatze. Beide Arten können bei größerer Wärme (Abstufung artlich verschieden) eine Schlafstellung Rückenlage einnehmen. Hinten niedergeduckt koten und harnen sowohl Nebelparder wie Irbis. In geringer Intensität ist das Flehmen beider Arten ebenfalls gleich; die Oberlippe wird dabei wenig hochgezogen, die Zunge ein kleines Stück zwischen den Vorderzähnen herausgeschoben, ohne richtig zu hängen.

Die Stimme beider Arten ist ähnlich. Beide besitzen die gleichen Grundlautäußerungen wie Partnerruf, Mauzen, Begrüßungsprusten und Abwehr- und Angriffslaute gleicher Art, sowie Schnurren expiratorisch und inspiratorisch. In Klang und Ausführung der einzelnen Stimmäußerungen bestehen jedoch zum Teil Verschiedenheiten.

II. Trennende Verhaltensmerkmale

Ein fundamentaler Unterschied besteht in der Spezialisierung der Bewegung beider Arten. Der Nebelparder hat ein außerordentlich hoch entwickeltes Klettervermögen. Er ist fähig, kopfabwärts zu klettern, sich an Ästen nach unten hängend sogar in kleinen Sprüngen fortzubewegen, sich mit hängendem Körper allein mit den Hinterfüßen festzuhalten und aus dieser Lage sich wieder auf den Ast zurück zu schwingen. Bei anderen Katzen kommt ein solches Klettervermögen nur noch beim Baumozelot (*Leo-*

pardus wiedi) (Leyhausen 1963) vor; Leyhausen (1963) vermutet es als möglich auch für die Marmorkatze (*Pardofelis marmorata*).

Der Irbis hat im Gegensatz dazu ein enorm ausgebildetes Sprungvermögen; das Klettern scheint bei ihm überhaupt keine Rolle zu spielen. Nach den Maßangaben für Sprünge aus freier Wildbahn (mindestens 6 m, bis zu 15 m) dürfte der Irbis ohne Frage die Katze mit der am höchsten entwickelten Sprungkraft sein.

Der Nebelparder hat bei weitem nicht diese Sprungkraft, ist aber dennoch ein sehr gewandter Springer, der im Gegensatz zum normalen Felidenverhalten seine Beute auch direkt vom Baum her anspringt.

Das Lauern auf Beute geschieht bei dieser Art so vielfach von erhöhten Punkten her, auf einem Baum über dem Opfer, während der Irbis meist in einer Deckung auf dem Boden oder zwischen Felsen lauert.

Die Fellpflegehandlungen beider Arten unterscheiden sich durch die Intensität, mit der sie ausgeführt werden. Bei beiden Arten wird wohl bei der Gesichtswäsche nur wenig mehr als der Nasenrücken berührt, der Nebelparder putzt aber dafür besonders die hinteren Teile des Körpers etwas gründlicher und ausgiebiger als der Irbis.

Unterschiede in den Schlafstellungen sind mit der verschiedenen Kälteempfindlichkeit zusammenhängend quantitativer Art; die mehr langgestreckten Stellungen wie Viertel- bis Halbkreislage, Seitlage, Rückenlage werden von dem kälteliebenden Irbis schon bei tieferen Temperaturen viel häufiger eingenommen als von dem mehr wärmeliebenden Nebelparder.

Beim Harnen kennt der Irbis wahrscheinlich auch die Spritzharnstellung, die dem Nebelparder zu fehlen scheint. Das Hinterpfotenauswischen vor dem normalen Harnen wird vom Irbis fast stets ausgeführt und ist sehr viel stärker ausgeprägt als beim Nebelparder, bei dem es mehr in der Jugendentwicklung auftritt.

Das Flehmen ist in voller Intensität beim Irbis mit sehr ausdrucksvoller Mimik verbunden, während es beim Nebelparder weniger auffällig ist.

Nur vom Irbis kenne ich das Scharren mit den Vorderpfoten, das irgendwie im Zusammenhang mit dem Trinken zu stehen scheint.

Tabelle 4: Übersicht über gemeinsame und trennende Verhaltensmerkmale von Nebelparder und Irbis

Verhaltensweise	Nebelparder	Irbis
Höchste Kletterfähigkeit, häufiges Klettern	+	—
Höchste Sprungfähigkeit	—	+
Ansprung auf Beute vom Baum her	+	—
Ansprung auf Beute nur von Bodendeckung her	—	+
Ansprung auf Beute z. T. ohne vorheriges Fußfassen auf dem Boden	+	(? —)
Fressen in Hockstellung	+	+
Zerreißhandlung beim Fressen	+	+
Beim Fressen normalerweise kein Festhalten des Fleisches	+	+
Fellpflege: Belecken und Beknabbern der Vorderbeine, von Flanken und Rücken, der Hinterbeine und der Analregion	+	+
Bei Gesichtswäsche kaum mehr als Nasenrücken erfaßt	(±)	+
Kratzen mit der Hinterpfote am Hals	+	+
Schwanz im Ruhesitzen und -liegen normalerweise ausgestreckt; wenn angelegt, nur lose	+	+
Vorderpfoten beim Ruhesitzen, Liegen und dergl. vorgestreckt, nicht eingeschlagen	+	+
Schlafstellungen flachbogig bis vollkreisförmig, Seitstrecklage und Rückenlage	+	+
Koten und Harnen hinten niedergeduckt	+	+
Meist intensives Hinterpfotenauswischen vor Harnen	—	+
Spritzharnen	(— ?)	+ ?
Vercharren mit den Vorderpfoten	—	—
Beim Flehmen Hervorstehen der Zunge über die Vorderzähne	+	+
Flehmen lang anhaltend und auffällig (ausdrucksstark)	—	±
Brüllen	—	—
Klagend klingender Partnerruf	+	+
Mauzen verschiedener Art	+	+
Begrüßungsprusten	+	+
Fauchen, Grollen, „Husten“ (= „Spucken“)	+	+
Schnurren inspiratorisch und expiratorisch	+	+
Scharren mit den Vorderpfoten (am Wasserbehälter)	—	+

III. Vergleich des Verhaltens von Nebelparder und Irbis mit dem anderer Feliden

Für die Bewertung der Nebelparder und Irbis gemeinsamen und der sie trennenden Verhaltensmerkmale ist ein Vergleich mit der Ausprägung dieser Merkmale bei anderen Feliden nötig, um allgemein felidentypische Verhaltensweisen von gruppen- oder arttypischen unterscheiden zu können.

Dieser Vergleich sei der besseren Übersicht halber in Tabellenform gegeben:

Tabelle 5: Bewegung

	Nebelparder	Irbis	Andere Arten
Höchste Kletterfähigkeit	+	—	Erreicht oder sogar etwas überboten nur im Genus <i>Leopardus</i> (Leyhausen 1963); andere Feliden —
Höchste Sprungfähigkeit	—	+	In der Entwicklungshöhe des Irbis wohl bei keiner anderen Katze
Ansprung auf Beute ohne vorheriges Fußfassen auf Boden	+	—	Von keiner der dem Nebelparder näher verwandten Arten bekannt, möglicherweise aber auch bei Leopard und Bengalkatze (<i>Prionailurus bengalensis</i>) (Denis 1964); beim Luchs: Vasiliev & Deckel 1964; beim Baumozelot eventuell zu erwarten. Felidentypisch: Vorheriges Fußfassen auf dem Boden (Leyhausen 1956 a)

In der Bewegung zeigen sich Nebelparder und Irbis, wie bereits festgestellt, in gerade entgegengesetzter Weise abweichend vom Felidennormalverhalten spezialisiert, der erste in Richtung auf extreme Kletterfähigkeit, die eine Spezialisierung auf das Baumleben darstellt, der zweite in Richtung Sprungfähigkeit, als Anpassung an die Bewegung und Jagd im offenen, felsig-unwegsamen Gelände des Hochgebirges zu deuten.

Tabelle 6: Fressen

	Nebelparder	Irbis	Andere Arten
Fressen normalerweise in Hockstellung	+	+	<i>Acinonychinae</i> und <i>Felinae</i> +, Genus <i>Panthera</i> meist — (Leyhausen 1955 a, Hemmer 1966)
Zerreißhandlung	+	+	<i>Acinonychinae</i> und <i>Felinae</i> —, <i>Panthera</i> + (Leyhausen 1956 a). Bei jungen <i>Prionailurus viverrinus</i> ebenfalls +, vielleicht auch im Jugendzustand weiterer Arten?
Normalerweise Festhalten des Fleisches mit den Vorderpfoten	—	—	<i>Acinonychinae</i> und <i>Felinae</i> —, Genus <i>Panthera</i> + (Leyhausen 1956 a)

Die Stellungen und Handlungen beim Fressen sind nach Leyhausen (1956 a) für die Unterfamilienunterscheidung systematisch verwertbar. Nebelparder und Irbis gleichen sich in diesen Verhaltensweisen und stehen damit im Übergangsbereich zwischen *Felinae* und *Pantherinae*.

Für die Freßstellung bietet sich allerdings eine Untersuchung über eventuelle Größenabhängigkeit (an die Möglichkeit einer solchen denkt auch

Leyhausen / mündl. Mitt.) an, da die größten Arten gewöhnlich fast nur liegen, die kleinen nur hocken. Zu diesem Zweck wurden Vergleichsbeobachtungen an Vertretern des Genus *Panthera* sowie an den gewichtsmäßig in den gleichen Bereich fallenden Arten Puma (*Puma concolor*) und Gepard (*Acinonyx jubatus*) gemacht, zur Feststellung der Häufigkeit des Hockens oder Liegens beim Fressen.

Die Stellungen ‚Hocken‘ oder ‚Liegen‘ werden dabei folgendermaßen definiert: Als Hocken sind alle sitzenden Freßstellungen zu bezeichnen, bei denen die Vorderbeine mit nach hinten gewinkelten Ellbogen aufgestützt werden, unabhängig von der höheren oder tieferen Lage des Vorderkörpers. Im Extremfall kann der Körper in einer „Pseudoliegstellung“ durchaus auf dem Untergrund aufliegen, das Ellbogengelenk liegt dann aber immer noch in der Projektion weit hinter der Schulter, die Vorderpfoten bleiben bei Aufliegen des Unterarmes hinter der Schnauze des Tieres zurück. Daraus kann der Übergang zur Liegestellung zustande kommen, indem der Unterarm weiter nach vorn geschoben wird. In der Liegestellung kommt dann der Ellbogen in der Projektion etwa gerade unter die Schulter zu liegen, der Oberarm fällt gerade ab; die Vorderpfoten liegen etwa auf Höhe oder sogar vor der Schnauze.

Für Abb. 68, in der das Ergebnis dieser Vergleichsbeobachtungen graphisch dargestellt ist, wurden für die einzelnen beobachtenden Arten oder Unterarten die Variationsbreiten der Gewichte verwendet, wie sie aus einer großen Zahl von Literaturangaben zusammengestellt wurden.

Gewichtsangaben für die in Frage kommenden Arten bei: Baikov 1925, Blomk 1964, Bombay Nat. Hist. Society 1935, Burt & Grossenheider 1959, Cahalane 1943, Crandall 1964, Denis 1964, Fenton 1911, Frechkop 1943, Goodwin 1933, Guggisberg 1960, Jeannin 1936 und 1937, Jobaert 1954, Kaplanov 1948, Malbrant 1952, Marshall 1937 und 1939, Matthews 1935, Morris 1936, Novikov 1962, Ognev 1962, Rosen 1953, Schaposchnikov 1965, Shortridge 1914, Sody 1949, Stroganov 1962, Ward 1926, Wolff 1955, Wroughton & Ryley 1913.

Die Beobachtungen zeigen, daß innerhalb einer Art und einer Gewichtsklasse starke Unterschiede im Verhalten beim Fressen auftreten, ja sogar beim gleichen Individuum. So können Vertreter aller größeren Arten zu Beginn des Fressens die Hockstellung einnehmen, für kürzere oder längere Zeit, um erst dann im weiteren Verlauf zum Liegen überzugehen. Leoparden und Jaguare tun dies meistens, allerdings oft auch nur kaum eine Minute lang, um dann für den Rest der Zeit zu liegen. Löwen hocken nur selten zu Beginn des Fressens. Bei sehr weicher Nahrung kann dagegen von Individuen, die sonst regelmäßig liegen, auch über längere Zeit Hockstellung beibehalten werden, z. T. sogar in solchen Fällen nur gehockt werden; beim Löwen tritt dies nur vereinzelt auf. Ähnlich ist es beim Fressen kleiner Stücke, wobei die Hockstellung relativ viel länger als gewöhnlich (in Bezug auf die Liegestellung) eingenommen wird.

Aus Gründen dieser umfangreichen Variationsmöglichkeit der Freßstel-

lung ist es für einen Vergleich nur möglich, das aus langen Beobachtungen hervorgehende etwa durchschnittliche Verhalten einer Art oder Unterart zu werten, wobei die relative Dauer der beiden möglichen Stellungen zueinander sowohl bei jeweils einem Freßakt als auch im Gesamtvergleich der Beobachtungen berücksichtigt wird. Die Ergebnisse werden in 3 Hauptkategorien: selten Liegen, Hocken und Liegen in etwa gleichem Maß, selten Hocken, bzw. in deren Zwischenbereiche eingeordnet (Abb. 68).

Gerade beim Leoparden zeigt sich insgesamt eine große Variabilität, die mit der Größe der Tiere einhergeht. Die kleinen melanistischen Leoparden Malayas und Javas fressen fast nur im Hocken, wobei öfters dessen Extrem, die oben so bezeichnete „Pseudoliegstellung“ auftreten kann. Nur bei großen männlichen Vertretern dieser Gruppe kommt auch einmal der Übergang aus dieser Stellung zur echten Liegestellung vor.

Selten Liegen oder jedenfalls weit häufiger Hocken als Liegen ist bei kleinen südindischen Leoparden-♀♀ zu beobachten. Währenddessen liegen die großen indischen Leoparden viel häufiger als sie hocken, wenn auch nicht zu sagen ist, sie würden selten hocken. Dieser Modus entspricht etwa dem Leopardverhalten im allgemeinen. Ähnlich ist es bei Jaguaren, nur daß bei dieser Art im Durchschnitt das Liegen noch stärker überwiegt.

Bei den Tigern sind die Unterschiede nicht so deutlich wie bei den Leoparden; Inseltiger scheinen aber doch zu Beginn des Fressens relativ etwas länger zu hocken als die großen Bengalen oder Sibirier. Vergleichsweise nur sehr selten kommt ganz allgemein die Hockstellung bei Löwen vor.

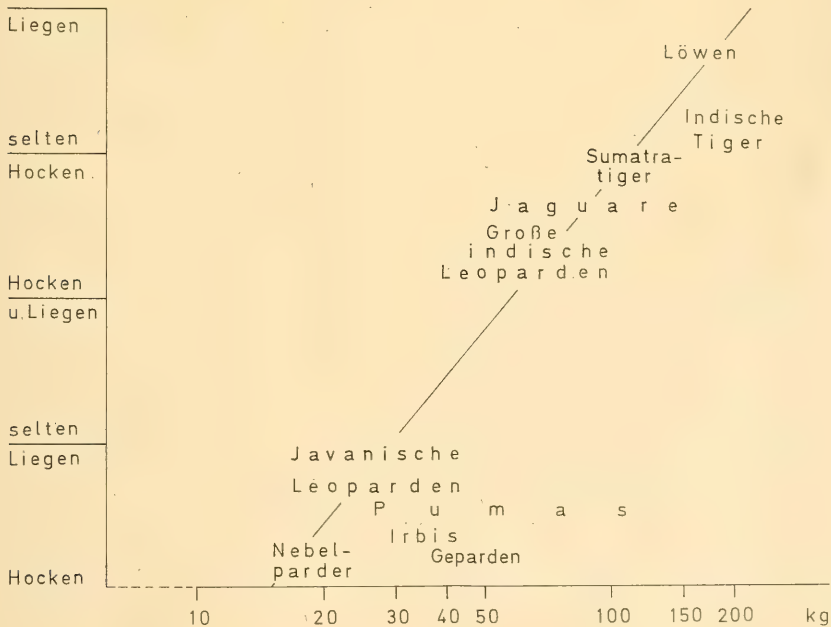


Abb. 68: Abhängigkeit der Freßstellung vom Körpergewicht:

Logarithmische Auftragung der Gewichte, Zusammenhang in Form einer Allometriegerade.

Bei der graphischen Darstellung dieser Befunde zeigt sich ein Zusammenhang etwa in Form einer Kurve, der sich die Arten Nebelparder, Irbis, Leopard, Jaguar, Tiger und Löwe ein- oder anordnen. Bei logarithmischer Auftragung der Gewichte wird diese Kurve zu einer Geraden (als Allometrie-gerade bewertbar / Abb. 68). Zwischen Freßstellung und Körpergewicht besteht demnach in der Unterfamilie *Pantherinae* interspezifisch wie intra-spezifisch (bei den Leoparden) ein einfach allometrischer Zusammenhang. Gleichzeitig zeigt sich, daß die beiden anderen großen Feliden, Puma und Gepard, aus dieser Abhängigkeit herausfallen. Auch bei diesen Arten scheint wohl vom einfachen Hocken beim Fressen bis zum extremen „Pseudoliegen“ nach Eindruck des Verfassers ein Zusammenhang mit dem Gewicht gegeben zu sein, der aber in einem anderen Bereich liegt.

Die Freßstellung „Liegen“ ist demnach systematisch wie bisher angenommen als Kennzeichen für die *Pantherinae* brauchbar, allerdings mit Einschränkung: nicht zum Ausschluß von Irbis und Nebelparder. In dieser Hinsicht ist also die frühere Ansicht des Verfassers (Hemmer 1964 u. 1966) zu revidieren.

Das Festhalten des Fleisches zwischen den Pfoten, wie es die Pantherkatzen praktizieren, ist vermutlich direkt mit der Liegestellung gekoppelt, da es nur bei den Arten und Individuen auftritt, die in dieser Stellung fressen. Nach obiger Definition der Liegestellung kommen die Vorderpfoten in Höhe der oder leicht vor die Schnauze des Tieres zu liegen, demnach von selbst in unmittelbare Nachbarschaft des unter der Schnauze liegenden Fleisches. Bei der Hockstellung, bei der die Pfoten hinter der Schnauze zurückbleiben, ist dies nicht der Fall. Kurzes Festhalten mit den Pfoten, indem diese in der Hockstellung etwas vorgesetzt werden, gibt es bei hockend fressenden Arten nur bei der Zerreißhandlung, soweit diese dann überhaupt zur Anwendung kommt.

Die Zerreißhandlung selbst ist sicher von der Körpergröße unabhängig, da sie die großen *Pantherinae* kennen, die kleinen *Felinae* in den meisten Fällen aber höchstens im Jugendstadium anwenden, auf einem Stadium noch geringerer Größe also, und diese Verhaltensweise daneben von den meisten anderen Carnivoren bekannt ist (Viverriden: Leyhausen 1956 a, Ewer 1963 und eigene Beobachtungen; Hyaeniden: Leyhausen 1956 a; Musteliden: Eibl-Eibesfeldt 1950, Leyhausen 1956 a, Goethe 1964; Caniden: Seitz 1955 und 1959, Leyhausen 1956 a, Tembrock 1957; Procyoniden und Ursiden: Leyhausen 1956 a). Die Anwendung der Zerreißhandlung ist demnach als systematisches Merkmal für die Felidenunterteilung im Hinblick auf ihre verschiedene Häufigkeit bzw. ihr Fehlen bei adulten *Felinae* brauchbar.

Tabelle 7: Fellpflege

	Nebelparder	Irbis	Andere Arten
Fellpflege in der beschriebenen Form	+	+	Fellpflege in dieser Form felidentypisch; Unterschiede nur in der Häufigkeit und Intensität des Beleckens einzelner Regionen

Bei Gesichtswäsche kaum mehr als der Nasenrücken erfaßt	+	+	<i>Acinonychinae</i> und <i>Felinae</i> —, <i>Panthera</i> + (Leyhausen 1956 b und c)
Intensität der Fellpflege	+	(±)	<i>Felinae</i> ++, <i>Panthera</i> ± (Leyhausen 1956 b und c)

Die von Nebelparder und Irbis gezeigten Handlungen der Körperpflege sind in allgemeiner Form demnach felidentypisch. Die Intensität der Fellpflege und besonders, weil gut erkennbar, die Art der Gesichtswäsche, unterscheiden sich jedoch in den Unterfamilien. Unsere beiden Arten stehen unter dieser Betrachtungsweise zwischen *Felinae* und *Panthera* als Nominatgattung der *Pantherinae*, der Nebelparder jedoch mehr auf Seiten ersterer, der Irbis auf Seiten letzterer.

Eine einfache Größenabhängigkeit der relativen Fellpflegeintensität, wie sie auch für die Freßstellung gefunden wurde, erscheint innerhalb der pantherinen Linie möglich, ist aber vorerst aus methodischen Schwierigkeiten nicht nachweisbar. Eine solche einheitliche Korrelation für alle Feliden dürfte im allgemeinen aber nicht bestehen, da schon Leyhausen (1956 c) feststellt, daß sich ein Puma „viel öfter und anhaltender als die etwa gleichgroßen Arten Leopard und Jaguar“ beleckt. Ähnliches gilt für den Geparden. Allerdings sind Leyhausens (1956 c) Angaben für die *Panthera*-Arten, sie würden sich meist nur Pfoten, Brust und Analgegend belecken, auch nicht korrekt. Ihre Fellpflege ist durchaus viel umfassender, als es Leyhausen wahrhaben wollte, wird nur eben nicht so anhaltend und häufig wie bei den *Felinae* ausgeführt.

Mit Ausnahme der Schlafstellung Rückenlage, die in größerer Häufigkeit nur bei den *Pantherinae* zu sehen ist und somit in Grenzen ebenfalls systematisch verwertbar erscheint, sind alle Schlafstellungen (Tabelle 8) von

Tabelle 8: Ruhe- und Schlafstellungen

	Nebelparder	Irbis	Andere Arten
Schwanz in Ruhestellungen normalerweise ausgestreckt	+	+	<i>Pantherinae</i> +, <i>Felinae</i> überwiegend — / Krumbiegel 1953—1955; Puma + / eigene Beobachtungen
Liegen mit untergeschlagenen Pfoten	—	—	<i>Pantherinae</i> und Südamerikakatzen innerhalb der <i>Felinae</i> —, <i>Felis</i> , <i>Lynx</i> , <i>Leptailurus</i> und <i>Acinonyx</i> + (Leyhausen 1956 b und c)
Schlafstellungen: flachbogig bis vollkreisförmig, Seitenlage	+	+	Allgemein felidentypisch (Leyhausen 1956 b, für die Hauskatze Grimm 1955)
Schlafstellung Rückenlage	+	+	<i>Pantherinae</i> +, <i>Felinae</i> normalerweise —, nur selten + (= ±) (Hemmer 1966 und diese Arbeit)

Nebelparder und Irbis typisch für die Feliden im allgemeinen. Die Haltung des Schwanzes beim Ruhesitzen und -liegen sowie die Stellung der Vorderpfoten beim Ruheliegen sind dagegen wieder nur für einen Teil der Feliden charakteristisch, wobei sich beide behandelten Arten ohne Eigenkennzeichen an die *Panthera*-Arten auf der einen und die Südamerikakatten unter den *Felinae* auf der anderen Seite anschließen lassen.

Tabelle 9: Koten und Harnen

	Nebelparder	Irbis	Andere Arten
Koten und Harnen hinten niedergeduckt	+	+	Typisch für alle Feliden (Leyhausen 1953, 1956 b)
Spritzharnen	—?	+?	<i>Panthera</i> +, viele <i>Felinae</i> +, <i>Puma</i> — (Fiedler 1957)
Kotverscharren mit Vorderpfoten	—	—	<i>Pantherinae</i> und viele <i>Felinae</i> —, <i>Felis</i> und <i>Lynx</i> + (Leyhausen 1953, 1956 b u. c)
Hinterpfoten-auswischen	±	+	<i>Pantherinae</i> , Südamerikakatten, <i>Acinonyx</i> +; <i>Felis</i> , <i>Lynx</i> , <i>Leptailurus</i> — (Leyhausen 1956 c)

Die Kot- und Harnstellung beider Arten ist felidentypisch; die anderen Verhaltensweisen in diesem Zusammenhang sind dagegen nur für einzelne Untergruppen charakteristisch. Der Irbis zeigt darin ganz pantherines Verhalten. Das anscheinende Fehlen des Spritzharnens und intensiveren Hinterpfotenauswischens beim Nebelparder dürfte allerdings nur eine Parallelentwicklung zu anderen Arten sein, da die nächstverwandten Arten es meist besitzen. In systematischer Sicht erscheint es bedeutungslos.

Das Fehlen des Kotverscharrrens mit den Vorderpfoten bei Nebelparder und Irbis läßt keine nähere Zuordnung zu einer Felidengruppe zu, da es deren mehrere ebenfalls nicht haben, sondern schließt lediglich die Zugehörigkeit zur *Felis-Lynx*-Gruppe aus.

Für das Flehmen (Tabelle 10) ist wieder die Vermutung möglich, daß das zunehmend starke Heraushängen der Zunge wie die Ausdrucksstärke der

Tabelle 10: Flehmen

	Nebelparder	Irbis	Andere Arten
In mittlerer Intensität Hervorstehen der Zunge über die Vorderzähne	+	+	Ähnlich bei Haus- und Wildkatze (Leyhausen 1950, Lindemann & Rieck 1963). Löwe, Leopard und Jaguar flehmen mit eingezogener Zunge (Schneider 1932, Leyhausen 1950), Tiger, Puma und Jaguarundi mit hängender Zunge (Schneider 1932). Selten Jaguar mit hängender, Puma mit eingezogener Zunge (Hemmer 1966)

Flehmen mit stark hängender Zunge	—	+	Vgl. oben
Ausdrucksstärke des Flehmens	—	(+)	Besonders ausdrucksstark bei <i>Pantherinae</i> (+), ausdrucksschwach bei den meisten <i>Felinae</i> (—) (Leyhausen 1953)

Flehmmimik allgemein rein größenabhängig sei und somit systematisch unbrauchbar. Für das Hervorstehen der Zunge scheint dies aber zumindest nicht durchgehend der Fall zu sein (höchstens von Nebelparder über Irbis zu Tiger), da sie gerade bei den größten Arten (Löwe, Leopard, Jaguar) mit Ausnahme des Tigers im Mund ganz zurückbleibt, beim kleineren Jaguarundi aber hängt (Schneider 1932). Da zur Frage der jeweiligen Ausdrucksstärke des Flehmens noch die Frage nach der Intensität und eventuellem Geschlechtsunterschied hinzukommt, sei im folgenden nur der direkte Vergleich mit *Panthera* und *Felinae* durchgeführt.

Das Flehmen ist in mittlerer Intensität bei beiden Arten gleich; beim Irbis kann in stärkerer Intensität die Zunge aber auch ganz heraushängen wie beim Tiger und die Flehmmimik schließt dann in ihrer Ausdrucksstärke an das Genus *Panthera* an. Der Nebelparder entspricht darin mehr den *Felinae*, ohne eine besondere, nur für ihn allein typische Ausdrucksform im Flehmen zu besitzen.

In der Stimme (Tabelle 11) haben beide Arten nichts, was nicht auch als homologe Lautform bei anderen Feliden vorkäme, allerdings auf die beiden

Tabelle 11: Stimme

	Nebelparder	Irbis	Andere Arten
Partnerruf	+	+	Als lauter, klagend klingender Ruf bei allen <i>Pantherinae</i> (Hemmer 1966); bei <i>Felinae</i> dem Verfasser bis jetzt von Puma, Luchs und Hauskatze bekannt
Mauzen verschiedener Art	+	+	Grundelement der Lautgebung aller Feliden
Brüllen	—	—	Nur im Genus <i>Panthera</i> + (Hemmer 1966)
Prusten	+	+	Früher nur vom Tiger bekannt (Leyhausen 1950), aber vom Verfasser auch für Leopard und Jaguar nachgewiesen (Hemmer 1966)
Fauchen, Grollen, 'Husten' (Spucken)	+	+	Allen Feliden eigene Angriffs- und Abwehrlaute
Schnurren inspiratorisch und expiratorisch	+	+	<i>Felinae</i> +, <i>Panthera</i> — (Leyhausen 1956 c)

Unterfamilien *Felinae* und *Pantherinae* verteilt. Das Vorhandensein des Prustens schließt Nebelparder und Irbis an die *Pantherinae* an, bei diesen besonders an den Tiger, das Nichtvorhandensein des Brüllens und das Schnurren beim Ein- und Ausatmen aber an die *Felinae*. Gleichzeitig zeigen die beiden letzten Punkte, daß die Ansicht Pococks (1916), der Hyoidbau stehe im direkten Zusammenhang mit dieser Lautgebung, nicht zutreffend ist, da der Irbis wohl das pantherine Hyoid, aber nicht die *Panthera*-Lautgebung besitzt. Die Mauz- und Abwehrlaute der hier behandelten Arten sind allgemein felidentypisch und nur von Art zu Art in ihrer Klangfarbe verschieden.

Die abschließende Gesamtbetrachtung aller *Pantherinae* und *Felinae* unterscheidender Verhaltensmerkmale und ihres Auftretens bei Nebelparder und Irbis, wie aus den Tabellen hervorgehend, läßt eine Übereinstimmung beider Arten in dieser Hinsicht erkennen. Ihre Aufteilung als Übergangsformen einerseits (Irbis) zu den *Pantherinae*, andererseits (Nebelparder) zu den *Felinae*, wie sie der Verfasser an anderer Stelle unter Berücksichtigung nicht nur von Verhaltens-, sondern auch von morphologischen Merkmalen aufzeigen konnte (Hemmer 1964 und 1966), geht aus dem Verhalten allein nicht hervor. Beide Arten besitzen einerseits einige für die *Pantherinae*, andererseits einige für die *Felinae* kennzeichnenden Verhaltensweisen.

Die eine Fragestellung vorliegender Arbeit nach Art der Änderungen des Verhaltens in der phyletischen Übergangsphase *Felinae-Pantherinae* kann demnach dahingehend beantwortet werden, daß diese Änderungen, wie zu erwarten, nicht alle zusammen, sondern nacheinander in Einzelschritten erfolgt sein müssen. Wenn zu dieser Überlegung auch die z. T. sicher, z. T. vielleicht größenabhängigen Merkmale herangezogen werden, die aber immerhin das Verhaltensbild einer Art mitprägen, dann besitzen die beiden diese Übergangsphase rezent noch verkörpernden Arten Nebelparder und Irbis abnehmende Zahl von *Felinae*- und zunehmende Zahl von *Pantherinae*-Merkmalen, deren Vollzähligkeit erst im Genus *Panthera* selbst erreicht ist.

So wurde auf der *Neofelis*-Stufe (in phylogenetischer Sicht / Hemmer 1966) gegenüber den anderen *Felinae* die Zerreißhandlung beim Fressen häufig gebraucht, wobei aber noch in Hockstellung gefressen wurde; die Gesichtswäsche bei der Fellpflege hatte in ihrer Intensität deutlich abgenommen und entsprach bereits der pantherinen Form; der Schwanz wurde in Ruhe meist lang ausgestreckt; bei großer Wärme schliefen auch adulte Individuen häufiger auf dem Rücken; in der Lautgebung war das Prusten entwickelt. Alle anderen Verhaltensweisen waren aber noch die gleichen wie bei den *Felinae*.

Auf der *Uncia*-Stufe waren weitere *Panthera*-Merkmale hinzugekommen, auf Kosten der ursprünglichen *Felinae*-Merkmale (vielleicht z. T. rein durch die Größenzunahme). So hatte die Intensität der Fellpflege jetzt auch über die Gesichtswäsche hinaus im Ganzen abgenommen, die bei *Panthera* zu beobachtende Intensität war erreicht. Das Flehmen wurde ausdrucks-

stärker und zeigte auf dieser Stufe bereits das Bild des Tigers. Auch die Klangfarbe des Partnerrufes näherte sich mehr der des Tigers an. Immer noch felin waren die Hockstellung beim Fressen, das wohl damit verbundene Nicht-Festhalten des Fleisches sowie in der Lautgebung das inspiratorisch und expiratorisch ausgeübte Schnurren.

Diese Verhaltensweisen zeigen dann erst auf der *Panthera*-Stufe selbst das für diese Gattung typische Bild.

Die wenigen Verhaltensmerkmale, die für Nebelparder und Irbis spezifische, von allen anderen oder wenigstens den im direkten Verwandtschaftsverhältnis stehenden Feliden abweichende Ausformung besitzen, wie besonders die Spezialisierung in der Bewegung, zeigen die genau entgegengesätzliche Anpassung beider Arten an ganz verschiedene Lebensräume.

Der Nebelparder ist ein hoch spezialisierter Baumbewohner, was besonders in seiner gegenüber anderen Feliden enorm gesteigerten Kletterfähigkeit und der Art des Beutefanges, sowie der gleichermaßen auch im Kampf (Spielkampf) dokumentierten großen Beweglichkeit der Hinterfüße zum Ausdruck kommt, daneben in der großen Rolle, die Zweige in seinem Verhalten spielen (Abreißen, Nestbau, Übersprungverschieben, Spielzeug der Jungen).

Der Irbis dagegen ist ein Bewohner des freien Hochgebirges und der Felsregionen, ein Jäger von hervorragenden Felskletterern (Wildziegen und Wildschafe). Dafür ist seine Sprungfähigkeit in die Höhe und Weite außerordentlich hoch entwickelt; die Anpassung an die Kälte wird durch die Einnahme gestreckter Schlafstellungen bei tieferen Temperaturen als bei Nebelparder, Leopard oder Jaguar unterstrichen.

Das Spektrum der Verhaltenseigentümlichkeiten, soweit sie hier untersucht und zugänglich gemacht werden konnten, ist somit bei beiden Arten der Ausdruck einerseits ihrer phylogenetischen Herkunft, ihrer Stellung am Stammbaum der Feliden, andererseits ihrer arttypischen Spezialisierungen und Anpassungen an verschiedene Lebensräume.

D. PALÄONTOLOGISCHER ANHANG:

DAS ALTER DER SPEZIALISIERUNGEN BEIDER ARTEN

Eine Aussage über das geologische Alter von artspezifischen Verhaltensweisen einer Tierart ist meist nur dann zu versuchen, wenn sich diese Spezialisierungen auch morphologisch, und zwar im Bau des Skelettes, besonders des Schädels und Gebisses, ausdrücken oder, in ökologischer Sicht, mit dem Biotop der Art in engstem Zusammenhang stehen. Da die Verhaltensspezialisierungen von Nebelparder und Irbis aber gerade auf Anpassung an verschiedene Umwelten zurückzuführen sind, erscheint die Fragestellung nach ihrem Alter berechtigt und eine Untersuchung darüber angebracht.

Diese Untersuchung muß allerdings im morphologischen Teil auf Gebißreste beschränkt bleiben, da fossil für den Nebelparder bislang nur Zähne vorliegen (Hemmer & von Koenigswald 1964). Vom Irbis gibt es als sicher beschrieben außer den von Brandt (1871) und Tscherski (1892) aus Altai-Höhlen genannten jungpleistozänen Resten (mit Kaltfauna ähnlich der dortigen rezenten + *Mammonteuus primigenius* u. a. assoziiert) noch keine älteren Fossilreste, lediglich einige Zähne und ein Unterkieferstück (Pei 1934), deren Deutung noch offen ist, die aber möglicherweise dem Irbis angehören, mit dem sie Pei vergleicht. Daß die von Woldrich unter dem Namen *Leopardus irbisoides* aus dem Jungpleistozän von Willendorf (Niederösterreich) beschriebenen Felidenreste mit dem Irbis nichts zu tun haben, zeigt Thénus (1957).

In ökologischer Sicht ist die Faunenassoziation, zu der die Nebelparder- und — wenn sie sich als solche herausstellen sollten — Irbisfunde gehören, auf ihre Aussagekraft über die Umwelt zu überprüfen.

I. Nebelparder

Für die Form des Nebelpardercanins nimmt Haldenorth (1937) an, sie stehe in engstem Zusammenhang mit seiner Lebensweise als baumbewohnender Vogeljäger. Besteht diese Annahme zu Recht, und es spricht nichts dagegen, da der machairodontoide Eckzahnbau eine Erklärung fordert, die für den Nebelparder kaum in einer anderen Weise zu geben ist, dann belegt das Vorhandensein des typischen dolchförmigen, langen, abgeflachten oberen Canins mit scharfer, ganz schwach gezählelter Hinterkante gleichzeitig die bereits vollzogene oder im Gang befindliche Anpassung an das Baumleben, mit der wiederum die Verhaltensspezialisierungen verknüpft sind.

Fossil bekannt sind Nebelparder bis jetzt sowohl aus Java wie aus Südchina (Hemmer & von Koenigswald 1964).⁴¹⁾ Nur aus letzterer Region liegt aber auch ein rechter oberer Canin dieser in ihrer ganzen sonstigen Zahnkomplexion noch primitiven Nebelparderform (*Neofelis nebulosa primigenia* Hemmer & von Koenigswald) vor. Dieser besitzt bereits die wichtigen Merkmale, lange schmale Form, tiefe, lange Längsfurchen und scharfe, ganz schwach gezähnelte Hinterkante. Damit wird die spezifische Anpassung des Nebelparders an das Baumleben schon für das Mittelpleistozän höchst wahrscheinlich (Datierung dieser Funde aus der „Apothekenfauna“ von Kwangsi und Kwantung (aus südchinesischen Höhlen- und Spaltenfüllungen („yellow cave deposits“) in das Mittelpleistozän, wohl Mindel-Riß-Interglazial europäischer Stratigraphie (Kahlke 1961).

⁴¹⁾ Neuerdings auch — noch unbeschrieben — aus Nordvietnam (Kahlke, mündl. Mitt.).

Diese chinesischen Reste stammen aus einer Fauna des „*Stegodon-Ailuropoda*-Komplexes“. Nach der Faunenliste von Kahlke (1951) sind deren Vertreter vor allem Bewohner dichter Wälder und sumpfiger Dschungelgebiete (*Pongo pygmaeus*, *Hylobates*-Arten, *Selenarctos thibetanus*, *Helarctos malayanus*, *Ailuropoda melanoleuca*, *Tapirus*-Arten, *Rhinoceros*-Arten, *Sus* sp., *Muntiacus* sp. u. a.). Die Anpassung des Nebelparders an das Waldleben ist also für das Mittelpleistozän auch durch die Begleitfauna belegt.

Nur auf diesem Wege, d. h. durch die Aussagekraft der Gesamtfauuna, ist auch ein Schluß auf den Biotop des altpleistozänen Nebelparders aus den Djetisschichten von Sangiran (Java) möglich (ein P_4 dieser Fundstelle ist der älteste bekannte Nebelparderrest (Hemmer & von Koenigswald 1964). Die Djetisfauna setzt sich nach den Artenlisten bei von Koenigswald (1940) und Kahlke (1962) hauptsächlich aus Waldbewohnern zusammen (*Hylobates moloch*, *Symphalangus syndactylus*, *Pongo pygmaeus*, *Helarctos malayanus*, *Selenarctos thibetanus*, u. a.), daneben aus Buschgelände und feuchte Dschungel anzeigenden Formen (*Tapirus indicus*, *Rhinoceros sondaicus*, *Sus brachygnathus*, *Tragulus javanicus*, *Bubalus* sp. u. a.). Die Säugerfauna ist somit etwa die gleiche, wie sie auch rezent noch in dieser Region vorherrscht; der Nebelparder fügt sich gut in diesen Waldkomplex ein und läßt somit schon für das Altpleistozän die gleiche Waldanpassung wie rezent äußerst wahrscheinlich werden. Dies sagt allerdings noch nichts darüber aus, ob auch die extreme Kletterfähigkeit schon zu dieser Zeit entwickelt war.

II. Irbis

Pei (1934) beschreibt aus Loc. 1 von Choukoutien unter der Bezeichnung *Felis* spec. 1 einen rechten Oberkiefer ($C-P^4$), einen Unterkieferteil ($I-C$ links, $I-P_4$ rechts), einen isolierten P^4 und zwei M_1 , die er mit einem Irbis-schädel vergleicht. Diesem gegenüber stellt er mehrere Unterschiede im Zahnbau fest, die jedoch auf Grund des nur mit einem Stück zu geringen Vergleichsmaterials nicht gesichert erscheinen. Die Zahnmaße dieser *Felis* sp. 1 fallen nach Feststellung des Verfassers an die obere Grenze der Variationsbreite des rezenten Irbis oder übertreffen in manchen Maßen diese geringfügig. Eine Zugehörigkeit zu *Uncia uncia* an Hand der absoluten Größe erscheint immerhin noch möglich.

Eine genaue Nachuntersuchung der Artzugehörigkeit dieser Fossilfunde muß notgedrungen auf eine Überprüfung der von Pei gegebenen photographischen Abbildungen des Unterkieferstückes und eines P^4 beschränkt bleiben, da die Originalstücke im Krieg verloren gegangen sind (Young, schriftl. Mitt.).

1. Unterkiefer:

Die Höhe des Unterkiefers erscheint als von vor P_3 bis hinter P_4 leicht abnehmend, ein Merkmal, das nach Haltenorth (1936) für den rezenten Irbis typisch ist, nicht aber für den rezenten Leoparden.

2. Zähne:

Der Vergleich der Zahneinzelheiten wird an Hand der Ergebnisse der detaillierten Untersuchungen Schmid's (1940) vorgenommen.

P_3 : Der P_3 des Irbis erscheint gleichmäßig breit und plump. Der Innenrand begrenzt den Zahn schwach konvex oder geradlinig, der Außenrand ist schwach konvex mit höchstens ganz leichter Einziehung über der Wurzelspaltenstelle. Damit verglichen weicht der fragliche P_3 der *Felis* sp. 1 ganz klar ab: Die Lingualseite ist in Aufsicht leicht konkav gebogen, an der Buccalseite ist über der Wurzelspaltstelle eine ziemlich ausgeprägte Einziehung vorhanden. Damit entspricht der P_3 dem des Leoparden.

P_4 : Der Irbis- P_4 unterscheidet sich vom entsprechenden Leopardenzahn ganz eindeutig durch den Umriß. Er erscheint an allen Stellen etwa gleich breit mit schwacher Gliederung der Begrenzung. Der *Felis* sp. 1- P_4 gleicht im Gegensatz dazu ausgesprochen dem Leopardenzahn, mit stärkerer Gliederung der Begrenzung und einer Einschnürung unterhalb der Vorderkante des Protoconids.

P^4 : Vom Leoparden- P^4 unterscheidet sich der des Irbis metrisch besonders: durch relativ langen Protocon gegenüber relativ kurzem Metacon (Länge des Metacons in % des Protocons: Irbis 86,6—117,0, Leopard 81,2—97,0) (Schmid), gegenüber der hinteren Breite relativ geringe Breite hinter dem Deuterocon (Breite hinter dem Deuterocon in % der hinteren maximalen Breite: Irbis 85,0—95,3, Leopard 93,6—105,5) und dem stumpfen Winkel der Protoconspitze (Irbis 90—100°, Leopard 70—92°). Der fossile P^4 von *Felis* sp. 1 besitzt nach wiederholter Messung an den Abbildungen eine relative Metaconlänge von $85 \pm 2\%$, ist damit also weder eindeutig als Irbis- noch als Leopardenzahn zu charakterisieren. Dagegen erlaubt die Breite hinter dem Deuterocon mit $106 \pm 1\%$ eine scharfe Trennung vom Irbis und Einordnung an die obere Grenze der Leopardenvariationsbreite. Der Protoconspitzenwinkel wurde nicht gemessen, da bei einem derartigen Winkelmaß schon die geringste Fehlorientierung des Photos größere Abweichungen zur Folge hätte.

Tabelle 12: Vergleich von Kiefer- und Zahnmerkmalen von *Felis* sp. 1 (Pei 1934) mit anderen alt- und mittelpleistozänen sowie rezenten Leoparden

Unterkiefer:

	Höhe des Astes	P_3	P_4
<i>Felis</i> sp. 1 (Pei 1934)	Von vorn nach hinten leicht abnehmend	$13,1 \times 7,0$	$17,9 \times 9,0$
<i>Felis</i> cf. <i>pardus</i> L. (Pei 1936)	Von vorn nach hinten leicht abnehmend	$13,0 \times 7,0$	$17,5 \times 8,8$
<i>Felis</i> sp. non. det. (allied to <i>F. pardus</i>) (Lydekker 1884)	Von vorn nach hinten zunehmend	$ca. 13 \times 6,2$	$ca. 17 \times 8,3$
<i>Panthera pardus incurva</i> (Ewer 1956)	Bei 4 Mandibeln von vorn nach hinten abnehmend, bei 1 ziemlich gleichbleibend	$12,1 \pm 0,43 \times ?$	$17,4 \pm 0,43 \times ?$

<i>Panthera pardus</i>	Von vorn nach hinten	Mittelwerte:
rezente Ssp.	leicht zunehmend	11,5 × 5,8 16,9 × 8,6
	(H a l t e n o r t h 1936)	(S c h m i d 1940)

Oberkiefer:

	P ³	P ⁴
<i>Felis</i> sp. 1	17,1 × 9,5	25,5 × 14,3
(P e i 1934)		
<i>Panthera pardus</i>	Auswahl:	Auswahl:
<i>incurva</i>	17,0 × 7,4	25,5 × 14,4
(E w e r 1956)	19,4 × 9,7	
<i>Panthera pardus</i>	Mittelwerte:	Mittelwerte:
rezente Ssp.	16,1 × 7,9	24,2 × 12,2
(S c h m i d 1940)		

Die fraglichen Reste von *Felis* sp. 1 von Loc. 1 von Choukoutien gehören also nicht zu *Uncia uncia*, sondern zu *Panthera pardus* ssp. Die großen morphologischen und metrischen Übereinstimmungen mit einigen anderen alt- und mittelpleistozänen Leopardresten Asiens und Afrikas gegenüber den rezenten Leoparden (Durchschnitt) zeigt auch Tabelle 12.

Nach Ausscheidung dieser Fossilstücke bleibt die Feststellung, daß bislang aus mittel- oder altpleistozänen Ablagerungen noch keine Reste des Irbis beschrieben wurden. Für diese Art ist also vorerst noch keine Antwort auf die Frage nach dem geologischen Alter ihrer spezifischen Adaptation möglich.

Zusammenfassung:

1. Verhaltensmerkmale der beiden die feline Wurzelgruppe der *Pantherinae* rezent vertretenden Arten Nebelparder (*Neofelis nebulosa*) und Irbis (*Uncia uncia*) werden, soweit aus Zoobeobachtungen möglich, untersucht und mit denen anderer Feliden verglichen. Vom Nebelparder wird außerdem die Verhaltensentwicklung der Jungen beschrieben und vergleichend betrachtet.
2. Der Nebelparder zeichnet sich besonders durch seine hoch entwickelte Kletterfähigkeit aus; er kann kopfabwärts klettern, sich an Ästen nach unten hängend fortbewegen, sich allein mit den Hinterfüßen hängend festhalten.
3. Beim Angriff auf eine Beute springt er, nach Auswertung der Beutefangspiele der Jungtiere, nicht nur wie andere Feliden vom Boden heran, sondern auch direkt vom Baum herunter, ohne vorher Halt auf dem Boden zu fassen.
4. Zweige spielen im Verhalten des Nebelparders eine große Rolle. Sie werden von der Mutter besonders vor der Geburt der Jungen, wohl zum Nestbau, abgerissen, von den Jungen zum Spielen verwendet und im Spiel abgerissen.

5. Der Nebelparder frißt in Hockstellung. Federn werden wie bei *Panthera* abgeschüttelt; beim Fressen wird die Zerreißhandlung angewandt, das Fleisch sonst aber nicht mit den Pfoten festgehalten.
6. Die Handlungen der Körperpflege sind die für alle Feliden typischen; bei der Gesichtswäsche wird meist kaum mehr als die Schnauze bzw. der Nasenrücken berührt, die Pflege des Felles ist im Ganzen intensiver als bei den *Pantherinae*.
7. Ruhe- und Schlafstellungen entsprechen denen anderer Feliden; beim Ruhen bleibt der Schwanz meist nach hinten weggestreckt, die Vorderpfoten liegen nach vorne. Als Schlafstellung kann auch Rückenlage bei sehr warmem Wetter vorkommen.
8. Koten und Harnen geschehen felidentypisch, Spritzharnen kommt anscheinend nicht vor, desgleichen kein Verscharren mit den Vorderpfoten, Hinterpfotenauswischen höchstens in schwacher Intensität.
9. Beim Flehmen steht die Zunge gerade über die Vorderzähne vor, der Ausdruck dabei ist nicht so auffällig wie bei den *Pantherinae*.
10. Wichtige Komponenten der Lautgebung sind Partnerruf, Mauzen, Prusten, Schnurren, Grollen, Fauchen und Angriffshusten.
11. Beim Erkundungsverhalten duckt sich der Nebelparder soweit wie möglich flach nieder und streckt Kopf und Hals vor.
12. Bei Beunruhigung am Nestort wird in den ersten Lebenswochen der Jungen bei der Mutter die Instinkthandlung Jungentransport ausgelöst, die bei der Unmöglichkeit des Wegschaffens der Jungen im Käfig zu Konfliktsituationen führen kann.
13. Als gefangenschaftsbedingte Verhaltensweisen treten besonders Stereotypieläufe verschiedener Form auf.
14. Die einzelnen Etappen der Verhaltensentwicklung der Jungtiere entsprechen in ihrer Reihenfolge im großen und ganzen denen anderer Feliden (Luchs und Wildkatze), die Jugendentwicklung erscheint diesen gegenüber aber verlängert; die Entwicklung des Verhaltenskataloges der Fellpflege ist gegenüber den verglichenen *Felinae* stark verzögert. In Form des Tauziehverhaltens am Fleisch tritt in der Jugendentwicklung eine viverride Verhaltensweise auf, die später wieder verloren geht.
15. In der Mimik des Nebelparders sind Bewegungen des Mundes, der Oberlippen, der Augenpartie, der Zunge, der Ohren und der Schnurrhaare in verschiedenartigen Kombinationen beteiligt.
16. Das Verhalten des Irbis ist in vielen dem des Nebelparders ähnlich. In der Bewegung spielt im Gegensatz zum Nebelparder besonders die enorme Sprungkraft eine große Rolle, während die Kletterfähigkeit ganz zurücktritt.
17. Das Fressen geschieht beim Irbis in Hockstellung; die Zerreißhandlung wird angewandt, das Fleisch sonst nicht festgehalten.
18. Die Handlungen der Körperpflege sind die gleichen wie beim Nebelparder, aber weniger intensiv, darin der Gattung *Panthera* anzuschließen. Auch die Ruhe- und Schlafstellungen entsprechen denen des Nebel-

parders; die Rückenlage kann schon bei kühlerem Wetter eingenommen werden.

19. Koten und Harnen geschehen felidentypisch, dabei meist starkes Hinterpfotenauswischen; Spritzharnen kommt wahrscheinlich vor, nicht aber ein Verscharren mit den Vorderpfoten.
20. Das Flehmen gleicht in schwacher Intensität dem des Nebelparders; in starker hängt die Zunge wie beim Tiger weiter herunter, die Ausdrucksstärke ist pantherin.
21. Die Komponenten der Lautgebung sind — mit anderer Klangfarbe — die gleichen wie beim Nebelparder, also Partnerruf, Mauzen, Prusten, Schnurren, Grollen, Fauchen und Angriffshusten.
22. Das Erkundungsverhalten entspricht dem des Nebelparders.
23. Auffällig beim Irbis ist häufigeres Scharren mit den Vorderpfoten, meist am Trinkwasserbehälter.
24. Gefangenschaftsbedingte Verhaltensweisen sind beim Irbis wie beim Nebelparder Stereotypiebewegungen.
25. Die Aktivitätszeiten von Irbis und Nebelparder im Zoo zeigen, je nach Jahreszeit etwas verschoben, ein erstes Maximum am frühen Morgen, dann einen Mittagssattel und ein weiteres Maximum am Spätnachmittag oder Abend.
26. Die Mimik des Irbis entspricht der des Nebelparders, die Ausdrucksformen, besonders das Flehmen, sind aber etwas stärker betont.
27. Nach den Verhaltensmerkmalen bestätigt sich die systematische Stellung beider Arten als Übergangsglieder zwischen *Felinae* und *Pantherinae*.
28. Die wenigen Verhaltensmerkmale, die nicht aus der phylogenetischen Stellung beider Arten erklärlich werden, besonders im Zusammenhang mit der Bewegung, stehen in engster Beziehung zur Sonderanpassung des Nebelparders an ein Baumleben, des Irbis an einen Hochgebirgsbiotop.
29. Eine Untersuchung der Fossilfunde läßt wahrscheinlich werden, daß diese arttypischen Anpassungen beim Nebelparder bereits im Alt-, spätestens im Mittelpleistozän entwickelt waren. Für den Irbis ist in dieser Hinsicht noch keine Aussage möglich, da sich der einzige ältere (mittelpleistozäne) in Frage kommende Fund als Leopard herausgestellt hat.

Literatur

- Adams, P. K.: Experimental Studies of Adaptive Behaviour in Cats. — Comp. Psychol. Monogr., 6, 1 (Ser. No. 27), Baltimore 1929.
- Adams, J.: Frei geboren — Eine Löwin in zwei Welten. Hamburg 1960.
- : Die Löwin Elsa und ihre Jungen. Berlin 1962.
- Andrew, R. I.: The Origin and Evolution of the Calls and Facial Expressions of the Primates. — Behaviour, 20, 1/2: 1—109, Leiden 1963.
- Antonius, O.: Über Symbolhandlungen und Verwandtes bei Säugetieren. — Z. f. Tierpsych., 3: 263—278, Berlin 1939.
- Baikov, N. A.: Manschtschurskij Tigr. Obschtschestvo Izutschenija Manschtschurskogo Kraja, zuja Estestvoznanija. Charbin 1925.
- Blanford, W. T.: The Fauna of British India. Mammalia. London 1888—91.
- Blonk, R. L.: Wilde Katten. Zutphen 1964.
- Bombay Natural History Society: The Wild Animals of the Indian Empire and the Problem of their Preservation. Part III. Carnivora: 112—161. — J. Bombay Nat. Hist. Soc., 37, 4, Madras 1935.
- Brandt, F.: Neue Untersuchungen über die in den altaischen Höhlen aufgefundenen Säugethierreste, ein Beitrag zur quartären Fauna des Russischen Reiches. — Bull. de l'Acad. Imp. des Sci. de St.-Petersbourg, 15, St.-Petersbourg 1871.
- Brehm, A.: Die Säugetiere. 3. Bd. Bearbeitet von L. Heck & M. Hilzheimer. Leipzig/Wien 1915.
- Brownlow, A.: A Clouded Leopard (*Felis nebulosa*) attacking man. J. Bombay Nat. Hist. Soc., 32, Bombay 1927.
- Burt, W. H. & Grossenheider, R. P.: A Field Guide to the Mammals. Peterson Field Guide Series, 5. ed., Boston 1959.
- Cahalane, V. H.: King of Cats and His Court. — Nat. Geogr. Mag., 83, 2: 217—259, Washington 1943.
- Cooper, J. B.: An Exploratory Study on African Lions. — Comp. Psychol. Monogr., 17, 7 (Ser. No. 91), Baltimore 1942.
- Crandall, L. S.: The Management of Wild Mammals in Captivity. Chicago/London 1964.
- Delsman, H. C.: Dierenleven in Indonesie. 'S-Gravenhage-Bandung 1951.
- Denis, A.: Cats of the World. Boston 1964.
- Eibl-Eibesfeldt, I.: Über die Jugendentwicklung des Verhaltens eines männlichen Dachs (*Meles meles* L.) unter besonderer Berücksichtigung des Spieles. — Z. f. Tierpsych., 7: 327—355, Berlin 1950.
- : Ethologische Unterschiede zwischen Hausratte und Wanderratte. — Zool. Anz., 17. Suppl. bd., Verh. Dtsch. Zool. Ges. 2.—8. Juni 1952 in Freiburg: 169—180, Leipzig 1953.
- Encke, W.: Bericht über Geburt und Aufzucht von Geparden, *Acinonyx jubatus* (Schreb.), im Krefelder Tierpark. — D. Zool. Garten, NF, 27, 4/5: 177—181, Leipzig 1963.
- Ewer, R. F.: The fossil Carnivores of the Transvaal Caves: Felinae. — Proc. Zool. Soc. London, 126, London 1956.
- : The Behaviour of the Meerkat, *Suricata suricatta* (Schreber). — Z. f. Tierpsych., 20, 5: 570—607, Berlin/Hamburg 1963.
- Fenton, L. L.: The Kathiawar Lion. — J. Bombay Nat. Hist. Soc., 20, 3: 737—752, Bombay 1911.
- Fiedler, W.: Beobachtungen zum Markierungsverhalten einiger Säugetiere. — Z. f. Säugetierk., 22: 57—76, Berlin 1957.
- Forbes, R. B.: Care and Early Behavioral Development of a Lion Cub. — J. Mammalogy, 44, 1: 110—111, Lawrence 1963.

- Frech kop, S.: Mammifères. Exploration du Parc National Albert, Fasc. 1. Institut des Parcs nationaux du Congo Belge. Brüssel 1943.
- Goethe, F.: Das Verhalten der Musteliden. Hd.buch d. Zoologie, 8, 10 (19) (= 37. Lfg.): 1—80, Berlin 1964.
- Goodwin, G. G.: Mammals collected in the Maritime Province of Siberia by the Mordan-Graves North Asiatic Expedition, with the Description of a new Hare from the Amur River. — Am. Mus. Novit., 681, New York 1933.
- Grimm, H.: Schlafstellung und Umgebungstemperatur bei der Hauskatze, *Felis catus* L. — D. Zool. Garten, NF, 22, Leipzig 1935.
- Guggisberg, C. A. W.: Simba — Eine Löwenmonographie. Bern 1960.
- Haas, G.: 24-Stunden-Periodik von Großkatzen im Zoologischen Garten. — Säugetierk. Mitt., 6, 3: 113—117, Stuttgart 1958.
- Hagenbeck, C.: Von Tieren und Menschen. Berlin 1909.
- Haltenorth, T.: Die verwandtschaftliche Stellung der Großkatzen zueinander. — Z. f. Säugetierk., 11: 32—105 und 12: 97—240, Berlin 1936 und 1937.
- — : Die Wildkatze. — Neue Brehm-Bücherei, Wittenberg 1957.
- — in: Van den Brink, F. H.: Die Säugetiere Europas. Hamburg/Berlin 1957.
- Hediger, H.: Beobachtungen zur Tierpsychologie im Zoo und im Zirkus. Basel 1961.
- Hemmer, H.: Zur systematischen Stellung des Nebelparders, *Neofelis nebulosa* (Griffith, 1821). — Säugetierk. Mitt., 12, 1: 13—17, München 1964 a.
- — : Zur Systematik und Stammesgeschichte der Pantherkatzen (Pantherinae). — Die Naturwiss., 51, 24: 643, Berlin u. a. 1964 b.
- — : Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Pantherkatzen (Pantherinae) Teil I. — Veröffentl. d. Zool. Staatssammlung München, 11: 1—121, München 1966.
- — & Koenigswald, G. H. R. von: Fossile Nebelparder (*Neofelis*) aus dem Pleistozän Südchinas und Javas. — Koninkl. Nederl. Akad. van Wetensch., Ser. B, 67, 1: 1—16, Amsterdam 1964.
- Holzappel, M.: Über Bewegungstereotypen bei gehaltenen Säugern. Z. f. Tierpsych., 2: 46—72, Berlin 1939.
- Jeannin, A.: Les Mammifères sauvages du Cameroun. Paris 1936.
- — : Les Lions et les Panthères. In: Edmond-Blanc et al. (Ed.): Le grand livre de la Faune Africaine et de sa chasse: 118—129, Genève 1937.
- Jobaert, A. J.: Le Lion. — Zooleo (Bull. Soc. Bot. Zool. Congolaise), 25: 311—324, Léopoldville 1954.
- Junčys, V.: Zur Fortpflanzung des Schneeoparden (*Uncia uncia*) im Zoologischen Garten. — D. Zool. Garten, NF, 29, 6: 303—306, Leipzig 1964.
- Kahlke, H. D.: On the Complex of the *Stegodon-Ailuropoda*-Fauna of Southern China and the chronological Position of *Gigantopithecus blacki* V. Koenigswald. — Vertebrata Palasiatica, 5, 2: 84—108, 1961.
- — : Zur relativen Chronologie ostasiatischer Mittelpleistozän-Faunen und Hominoidea-Funde. In Kurth, G.: Evolution und Hominisation: 84—107, Stuttgart 1962.
- Kaplanov, A. G.: Tigr — Izjubr — Los. — Materialy k poznaniyu fauny i flory SSSR, NS, Otdel zoologitscheskij, 14 (29), Moskwa 1948.
- Koenigswald, G. H. R. von: Neue Pithecanthropus-Funde 1936—1938. — Ein Beitrag zur Kenntnis der Praehominiden. — Dienst van den Mijnbouw in Nederlandsch-Indie, Wetensch. Meded., 28, Batavia 1940.
- Krumbiegel, I.: Die Schneeoparden (*Felis uncia* Schreb.) des Dresdner Zoologischen Gartens. — D. Zool. Garten, NF, 9, 1/2, Leipzig 1937 a.
- — : Schneeoparden. — Mitt. aus dem Zool. Garten Halle, 32. Jhg., 9/10, Halle 1937 b.
- — : Biologie der Säugetiere. 2 Bde. Krefeld 1953—1955.
- Leyhausen, P.: Beobachtungen an Löwen-Tiger-Bastarden mit einigen Bemerkungen zur Systematik der Großkatzen. — Z. f. Tierpsych., 7: 46—83, Berlin 1950.

- — : Beobachtungen an einer brasilianischen Tigerkatze. — Z. f. Tierpsych., **10**: 77—91, Berlin 1953.
- — : Verhaltensstudien an Katzen. Berlin 1956 a.
- — : Das Verhalten der Katzen. — Hd.buch d. Zoologie, **8**, 7. Lfg., **10** (21), Berlin 1956 b.
- — : Über die unterschiedliche Entwicklung einiger Verhaltensweisen bei den Feliden. — Säugetierkundl. Mitt., **4**, 3: 123—125, Stuttgart 1956 c.
- — : Demestikationsbedingte Verhaltenseigentümlichkeiten der Hauskatze. — Z. Tierzüchtung u. Züchtungsbiologie, **77**: 191—197, Hamburg/Berlin 1962.
- — : Über südamerikanische Pardelkatzen. — Z. f. Tierpsych., **20**, 5: 627—640, Berlin/Hamburg 1963.
- Lindemann, W.: Beobachtungen an wilden und gezähmten Luchsen. — Z. f. Tierpsych., **7**: 217—240, Berlin 1950.
- — : Über die Jugendentwicklung beim Luchs (*Lynx l. lynx* Kerr.) und bei der Wildkatze (*Felis s. silvestris* Schreb.). — Behaviour, **8**: 1—46, Leiden 1955.
- — & Rieck, W.: Beobachtungen bei der Aufzucht von Wildkatzen. — Z. f. Tierpsych., **10**: 92—119, Berlin 1953.
- Lydekker, R.: Siwalik and Narbada Carnivora. — Palaeontologia Indica, Ser. 10, Indian Tertiary and Post-Tertiary Vertebrata, **2**, 6, Calcutta 1834.
- Malbrant, R.: Faune du Centre Africain Francais. 2. ed. Paris 1952.
- Marshall, G. H. L.: Measurements of Tigers in the Naga Hills, Assam. — J. Bombay Nat. Hist. Soc., **39**, 3: 615, Madras 1937.
- — : Leopards from Vicinity of Naga Hills. — J. Bombay Nat. Hist. Soc., **40**, 4: 739, Bombay 1939.
- Matthews, W. H.: Records of some Clouded Leopards (*Neofelis nebulosa*) in the Darjeeling District. — J. Bombay Nat. Hist. Soc., **37**, 4: 946—947, Madras 1935.
- Meyer-Holzappel, M.: Das Spiel bei Säugetieren. — Hd.buch d. Zoologie, **8**, 2. Lfg., Berlin 1956.
- Morris, R. C.: Measurements of Tigers. — J. Bombay Nat. Hist. Soc., **40**, 1: 114—115, Bombay 1938.
- Novikov, G. A.: Carnivorous Mammals of the Fauna of the USSR. Keys to the Fauna of the USSR, Acad. Sci. USSR, No. 62, Übersetzung: Jerusalem 1962.
- Ognev, S. I.: Mammals of USSR and adjacent Countries. Vol. 3: Carnivora. (Moskva-Leningrad 1935) Übersetzung: Jerusalem 1962.
- Pei, W. C.: On the Carnivora from Locality 1 of Choukoutien. — Palaeontol. Sinica, Ser. C, **8**, 1, Peking 1934.
- — : On the Mammalian Remains from Locality 3 at Choukoutien. — Palaeontol. Sinica, Ser. C, **7**, 5, Peking 1936.
- Pocock, R. I.: On the Hyoid Apparatus of the Lion (*F. leo*) and related Species of Felidae. — Ann. Mag. Nat. Hist., **18**, 104, London 1916.
- — : The Classification of existing Felidae. — Ann. Mag. Nat. Hist., **20**, 119: 329—350, London 1917.
- Röhrs, M.: Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung. — Z. wiss. Zool., **162**, 1—2: 1—95, Leipzig 1959.
- — : Allometrie und Systematik. — Z. f. Säugetierk., **26**, 3: 130—137, Hamburg/Berlin 1961.
- Rosen, B. von: Game Animals of Ethiopia. Addis Abeba 1953.
- Sanderson, I. T.: Knaurs Tierreich in Farben — Säugetiere. Bearb. v. F. Bolle. München 1956.
- Schaposchnikov, F. D.: Bars w zapadnom Tjan-schanje. — Priroda, **7**: 113—114, Moskwa 1956.
- Schmid, E.: Variationsstatistische Untersuchungen am Gebiß pleistozäner und rezenter Leoparden und anderer Feliden. — Z. f. Säugetierk., **15**: 1—179, Berlin 1940.
- Schneider, K. M.: Das Flehmen (III. Teil). — D. Zool. Garten, NF, **5**, Leipzig 1932.

- — : Einige Bilder zur Aufzucht eines Schneeleoparden. — D. Zool. Garten, NF, 9, 1/2: 37—39, Leipzig 1937.
- — : Von der Fleckung junger Löwen. — D. Zool. Garten, NF, 20, 2/3: 127—150, Leipzig 1953.
- Seitz, A.: Untersuchungen über angeborene Verhaltensweisen bei Caniden. III. Teil: Beobachtungen an Marderhunden (*Nyctereutes procyonides* Gray). — Z. f. Tierpsych., 12: 463—489, Berlin/Hamburg 1955.
- — : Beobachtungen an handaufgezogenen Goldschakalen (*Canis aureus algirensis* Wagner 1843). — Z. f. Tierpsych., 16: 747—771, Berlin/Hamburg 1959.
- Shortridge, G. C.: Notes on the Weights of Animals. — J. Bombay Nat. Hist. Soc., 22, 4: 793—794, Bombay 1914.
- Sody, H. J. V.: Notes on some Primates, Carnivora, and the Babirusa from the Indo-Malayan and Indo-Australian Regions. — Treubia, 20, 2, Buitenzorg 1949.
- Stanek, V. J.: Große Katzen, Kleine Katzen. Frankfurt 1961.
- Steinbacher, G.: Die großen Räuber — Löwen, Tiger und andere Großkatzen. — Lux-Lesebogen 197, Murnau/München 1955.
- Steinemann, P.: Rassi und Vado — Unsere beiden Tigerkuben. Stuttgart 1958.
- — : Die Wochenstube der Tigerin. — Kosmos, 55. Jhg., Stuttgart 1959.
- Stroganov, S. U.: Zveri Sibiri, Chischtschnye. Moskwa 1962.
- Tabbert, H.: Untersuchungen zur Mimik des Rhesusaffen unter Berücksichtigung der Muskelanatomie. — Z. f. Säugetierk., 28, 4: 228—241, Hamburg/Berlin 1963.
- Tan Pang-Chieh: Price Catches by Chinese Animal Collectors. — D. Zool. Garten, NF, 29, 4: 168—173, Leipzig 1964.
- Tembrock, G.: Das Verhalten des Rotfuchses. — Hd.buch d. Zoologie, 8, 10 (10), (= 9. Lfg.): 1—50, Berlin 1957.
- Thenius, E.: Zur Kenntnis jungpleistozäner Feliden Mitteleuropas. — Säugetierkundl. Mitt., 5, 1: 1—4, Stuttgart 1957.
- Thomas, E. & Schaller, F.: Das Spiel der optisch isolierten jungen Kaspar-Hauser-Katze. — Die Naturwiss., 41: 557—558, Heidelberg 1954.
- Tscherski, J. D.: Wissenschaftliche Resultate der von der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zur Erforschung des Janalandes und der Neusibirischen Inseln in den Jahren 1885 und 1886 ausgesandten Expedition. IV.: Beschreibung der Sammlung posttertiärer Säugetiere. — Mém. l'Acad. Imp. Sci. St. Pétersbourg, 7. S., 40, 1, St. Petersburg 1892.
- Vasiliu, D. & Decel, P.: Über den Luchs (*Lynx lynx*) der rumänischen Karpaten. — Säugetierkundl. Mitt., 12, 4: 155—183, München 1964.
- Walther, F.: Über die Möglichkeiten der Verhaltensforschung in Tiergärten. — Säugetierkundl. Mitt., 11, 2: 62—68, München 1963.
- Ward, A. E.: The Mammals and Birds of Kashmir and the adjacent Hill Provinces. Part 4: Carnivora. — J. Bombay Nat. Hist. Soc., 31, 1, Madras 1926.
- Weigel, I.: Das Fellmuster der wildlebenden Katzenarten und der Hauskatze in vergleichender und stammesgeschichtlicher Hinsicht. — Säugetierkundl. Mitt., 9, Sonderheft, München 1961.
- — & Zukowsky, L.: Zur Fortpflanzung des Leoparden. — Das Pelzgewerbe, Jhg. 13 (NF), 1: 252—257, Berlin 1962.
- Weiss, G.: Beobachtungen an zwei isoliert aufgezogenen Hauskatzen. — Z. f. Tierpsych., 9: 451—462, Hamburg 1952.
- Wolff, J. von: Mammals of Ethiopia and principal Reptiles. Salisbury 1955.
- Wroughton, R. C. & Ryley, K. V.: The Bombay Natural History Society's Mammal Survey of India. Report No. 6—8. — J. Bombay Nat. Hist. Soc., 22, 1: 29—66, Bombay 1913.

Anschrift des Verfassers:

Dipl.-Biol. Dr. Helmut Hemmer, 65 Mainz,
Institut für physiologische Zoologie der Universität.

ANHANG

Tafeln und Tafelerklärungen

Tafel I bis IV

Erklärung zu Tafel I

- Fig. 1: Nebelparder-♀ im Absprung nach unten; die Hinterfüße greifen um den Ast herum und bewahren bis zuletzt den Halt.
- Fig. 2: Sitzen auf einem Ast mit herunterhängendem Schwanz (♀).
- Fig. 3: Ruheliegen (♂).
- Fig. 4: Nebelparder-♀ in Erkundungsstellung.
- Fig. 5: Tragen eines 11tägigen Jungen.
- Fig. 6: Das Muttertier wartet auf dem äußersten Ende eines oberen Zweiges seines Kletterbaumes auf die nachkletternden Jungen.
(Alle Aufnahmen im Zoo Frankfurt/M.)

Tafel I



Tafel II



Erklärung zu Tafel II

Fig. 1—3: Drei Phasen eines Stereotypelaufes, Aufnahme jeweils mit einigen Minuten Abstand. Dennoch Pfoten stets an fast gleicher Stelle niedergesetzt (♂).

Fig. 4: Stereotypiesprung an die Gehegetür mit Drehen in die neue Laufrichtung (♂).

Fig. 5: Nebelpardermutter mit einem Jungen im Alter von 22 Tagen, in der Phase des ersten richtigen Gehens mit ganz abgehobenem Körper.

Fig. 6: Unkoordinierte Pfotenbewegung in Richtung eines bewegten Objektes am 18. Lebenstag der Jungen.

Fig. 7: „king of the castle“-Spiel um einen großen Stein im Gehege (im Alter von 50 Tagen).

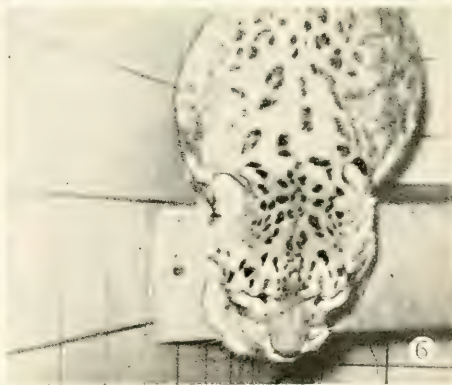
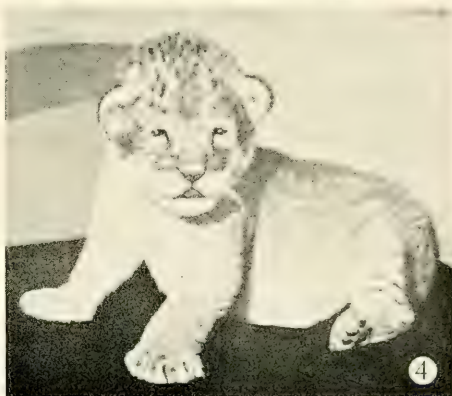
Fig. 8: Alleinspiel: Hochsprünge an einen tiefhängenden Zweig (im Alter von 50 Tagen).

(Alle Aufnahmen im Zoo Frankfurt/M.)

Erklärung zu Tafel III

- Fig. 1: Alleinspiel mit einem Kiefernzweig, im Alter von 50 Tagen.
- Fig. 2: Sprung nach und Festhalten des Schwanzes der Mutter am 50. Lebenstag der Jungen (rechts ein ebenfalls zum Sprung bereitendes Junges).
- Fig. 3: Junger Nebelparder (18 Tage alt).
(Aufnahmen Fig. 1—3 im Zoo Frankfurt/M.)
- Fig. 4: Löwenjunges (aus S c h n e i d e r 1953).
- Fig. 5: Durch den Beobachter gereiztes Irbis-♀ mit Wutgebärde.
- Fig. 6: Angriff auf den Beobachter mit Sprung zuerst auf den Boden des Käfigs (im Anschluß an Fig. 5).
(Aufnahmen Fig. 5 und 6 im Burgers Dierenparken Arnhem)
- Fig. 7: Fressen in tiefer Hockstellung (Artis Zoo Amsterdam).
- Fig. 8: Soziale Fellpflege: ♂ (links) beleckt den Oberkopf und die Halsseite des ♀ (rechts) (Burgers Dierenparken Arnhem).

Tafel III



Tafel IV



Erklärung zu Tafel IV

Fig. 1 und 2: Krallenschärfen an einem Baum (♂).

Fig. 3: Ruheliegen mit lang ausgestrecktem Schwanz (♀).

Fig. 4: Ruheliegen. Das durch den Beobachter erregte Mißtrauen des Tieres findet seinen ersten Ausdruck in einer Bewegung der Schwanzspitze.

Fig. 5: Stereotypielauf am Gitter / Wenden in der Ecke (♂).
(Alle Aufnahmen im Burgers Dierenparken Arnhem)